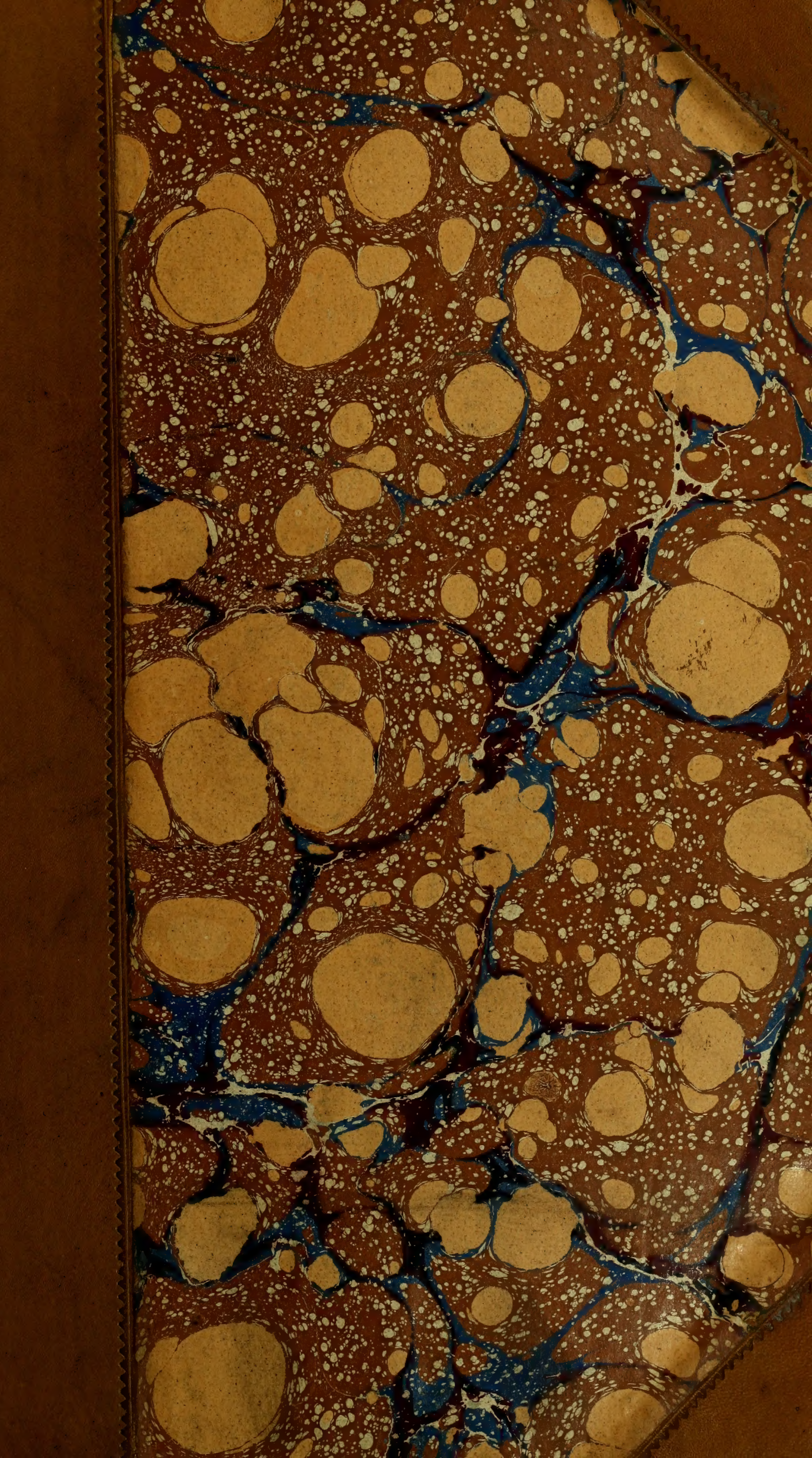
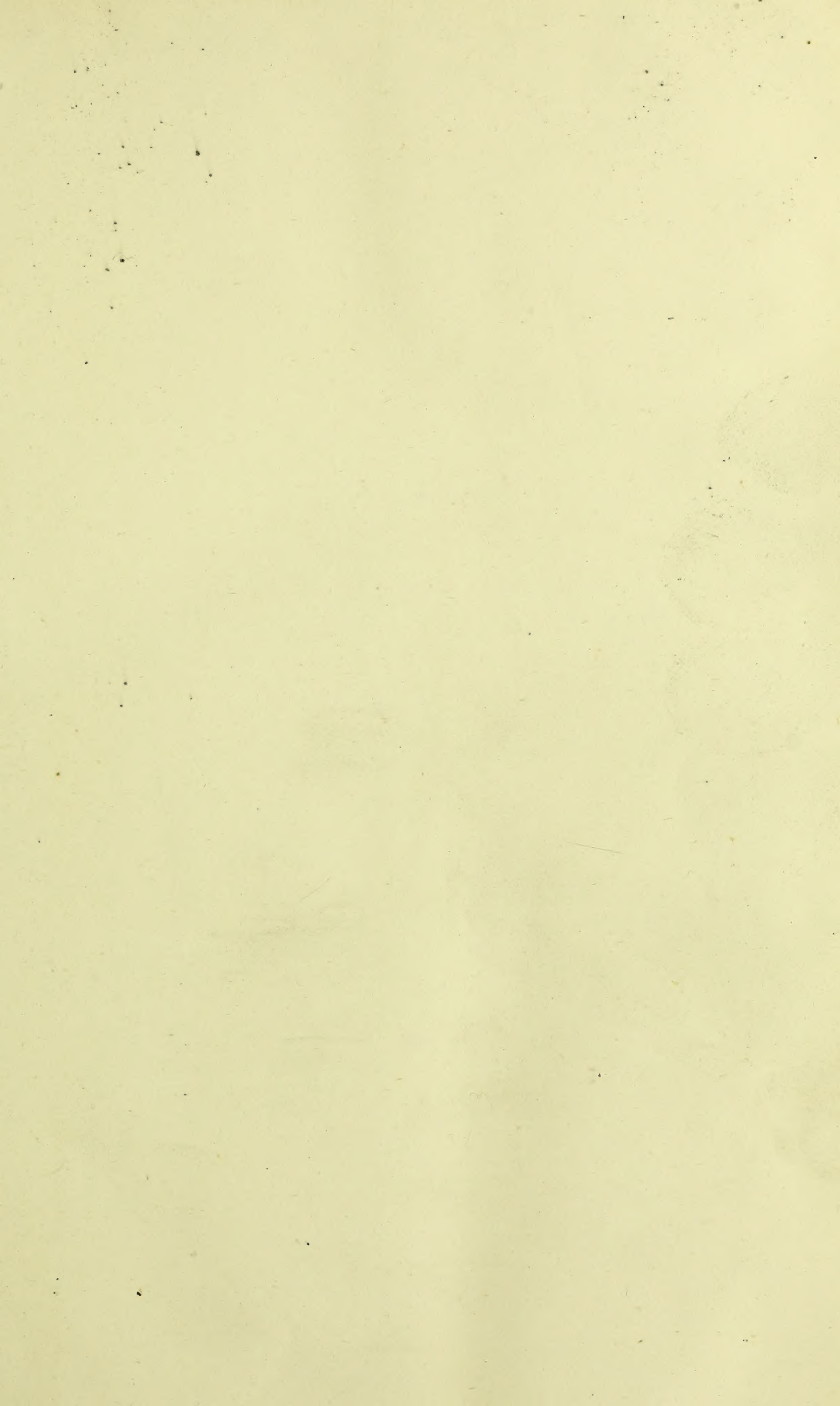
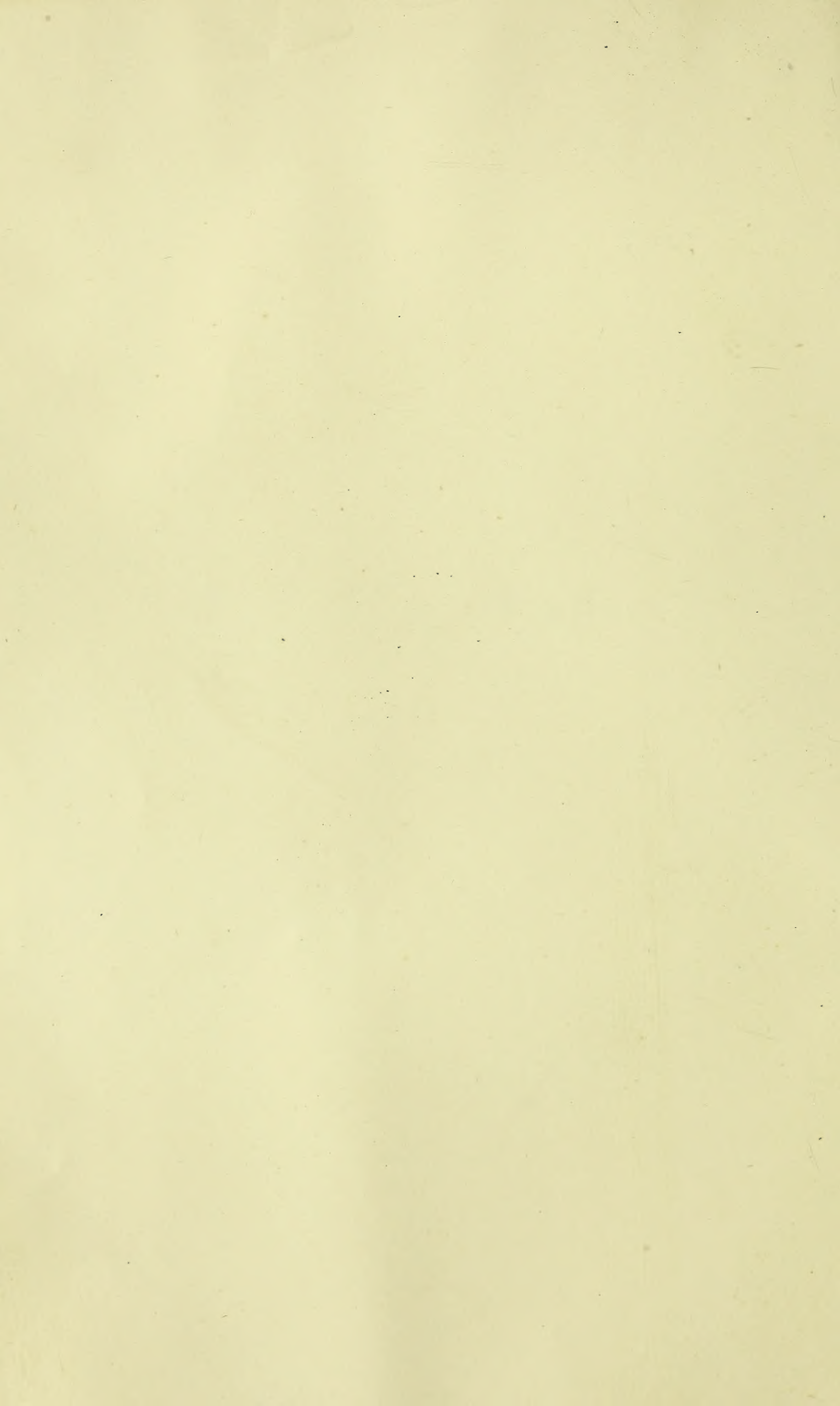
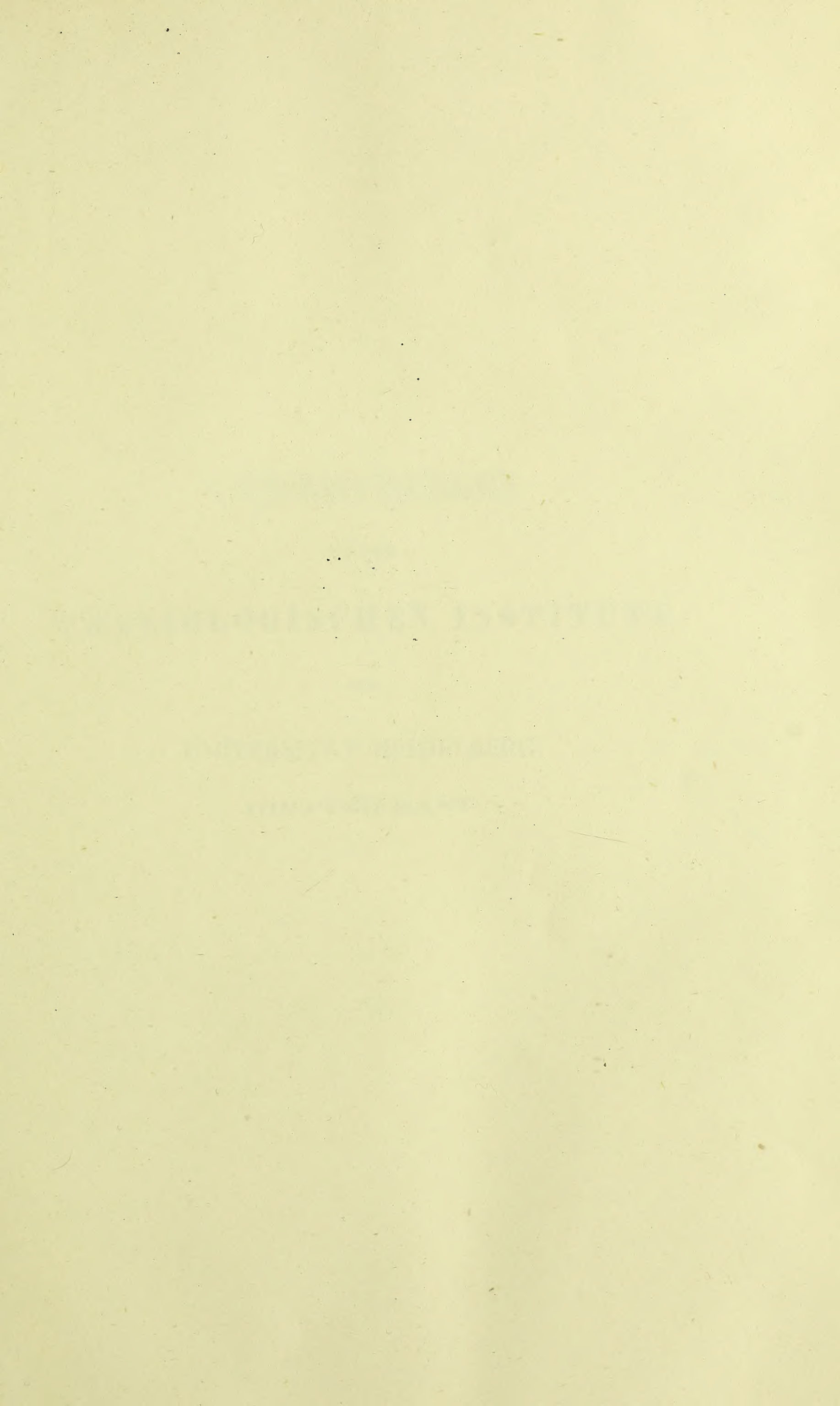










UNTERSUCHUNGEN

AUS DEM

PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTE

DER

UNIVERSITÄT HEIDELBERG.

DRITTER BAND.

UNTERSUCHUNGEN

AUS DEM

PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTE

DER

UNIVERSITÄT HEIDELBERG.

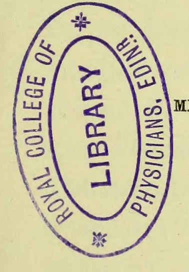
HERAUSGEGEBEN

VON

DR. W. KÜHNE,

O. Ö. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS.

DRITTER BAND.



MIT 12 HOLZSCHNITTEN UND 3 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

HEIDELBERG.

CARL WINTER'S UNIVERSITÄTSBUCHHANDLUNG.

1880.

Ueber das Verhalten des Muskels zum Nerven.

Von

W. Kühne.

I. Ueber secundäre Zuckung.

Unter den Erscheinungen des electrophysiologischen Gebietes schien keine seit lange so vollkommen erklärt und vor dem Schicksale, dass einst in sie hineingeheimnisst werde, besser gesichert, als die secundäre Zuckung. *Matteucci*, der die erregende Wirkung des zuckenden Muskels auf den angelegten Nerven entdeckte und die electrische Natur der Erscheinung, trotz seiner eignen dafür fast beweisenden Versuche verkannte, hatte zwar selber damit begonnen eine eigenartige Wirkung des primär erregten, im Muskel befindlichen Nerven dahinter zu wittern, aber schon bei der ersten Mittheilung der so viel Aufsehen erregenden Entdeckung an die Pariser Academie versagte sich der ältere *Becquerel* nicht, die Parallele vom Muskelschlage zu dem der electrischen Fische zu ziehen. Es ist bekannt wie *du Bois-Reymond* darauf das electrische Verhalten des contrahirten Muskels zur Erklärung der Thatsache heranzog und die ausschliesslich electrische Natur der secundären Erregung zweifellos feststellte. *Matteucci* hat die Berechtigung dieser Auffassung der inzwischen von ihm, wie er sagte, nach einem in England aufgekommenen Gebrauche, als inducirt bezeichneten Zuckung, später eingesehen und ausdrücklich anerkannt.

Nach *du Bois-Reymond* ist die secundäre Erregung Folge der negativen Schwankung des Muskelstromes, abhängig sowohl von der Grösse des den angelegten Nerven vor der Zuckung durchkreisenden Ruhestromes, wie von der Höhe des Abfalles, welchen dieser bei der primären Erregung erfährt, während sie nach *G. Meissner* durch eine mehr im Anschlusse an *Becquerel* aufgefasste electrische Entladung bedingt sein sollte. Im letzteren Sinne ist die Frage nach der Ursache der secundären Zuckung zum Ausgange der heutigen Erörterung über die von so vielen Seiten gesuchte Function der seither entdeckten motorischen Nervenendigung geworden, und *du Bois-Reymond* selbst ist es, der nach dieser Anregung die Untersuchung darüber begonnen, ob nicht ein Antheil der vom Muskel ausgehenden Wirkung noch einem andern Vorgange, als dem bis dahin ausschliesslich angenommenen zuzuschreiben sei; er schliesst eine grössere Reihe gesammelter Abhandlungen u. A. mit Angaben darüber ab, dass die direkt erregte Muskelwelle wenig geeignet sei, secundäre Zuckung zu erzeugen[1]) und hinterliess damit den meisten Lesern den Eindruck, als ob eine besondere und wesentliche Mitwirkung der intramuskularen Nerven zur Erklärung der Sache vorbehalten bleibe. Es war dies zwar gewiss die Absicht des Verfassers nicht, seinen schwerer wiegenden thatsächlichen Angaben gegenüber wäre es aber, so lange dieselben nicht widerlegt oder anderweitig verständlich geworden, unmöglich abweichende Auffassungen zu bannen.

1. Secundäre Zuckung vom direct gereizten Muskel aus.

Die folgende Bearbeitung dieses Gegenstandes bin ich genöthigt zurückgreifend auf einen eignen älteren Versuch zu beginnen, der, wie es scheint, fast ganz in Vergessenheit gerathen ist. Um den Unterschied des Verhaltens von Muskel und Nerv gegen dieselbe Behandlung und die Fähigkeit des vom Endquer-

[1]) Monatsber. d. Berliner Acad. 1874, S. 519 u. Ges. Abhandl. II, S. 732.

schnitte erregten Muskels die secundäre Zuckung zu erzeugen, in einem einzigen Versuche zu demonstriren, hatte ich einem hängenden Sartorius den Nerven des secundären Schenkels so angelegt, dass derselbe dessen Querschnitt nach unten überragte, und zuerst den Nerven, dann gleich weiter das Muskelende in sehr verdünnte Salzsäure getaucht: das Resultat war erst Ruhe des Schenkels, darauf primäre mit secundärer Zuckung gewesen. Ich hätte hinzufügen können, was mir schon damals, wie es fast selbstverständlich ist, bekannt war, und heute, da ich das Experiment gerne vorzeige, mehr als geläufig ist, dass der Erfolg vollkommen der gleiche bleibt, wenn der dem Sartorius weiter aufwärts angelegte Nerv nicht von der Säure berührt wird. Durch *du Bois-Reymond's* hiermit unvereinbare Angabe[1]) veranlasst, habe ich den Versuch neuerdings an überreichlich mit Curare vergifteten Sartorien angestellt und ihn wiederum fast unfehlbar gefunden. Ganz ebenso blieb der Erfolg nach Benetzung des Muskels mit Lösungen von NaCl, Alkalien, Metallsalzen, mit kohlensaurem Wasser, Froschblut, -Serum oder -Lymphe, kurz mit Allem, was bei ergiebiger Berührung am frischen Muskelquerschnitte, eine schnell verlaufende, nur einigermaassen deutliche Zuckung bewirkt, während das primär unwirksame Eintauchen in destillirtes Wasser oder in Sublimatlösungen von 1—2 pCt. keine Erregung des angelegten Nerven verursachte. Es ist kaum nöthig zu bemerken, das jeder Verdacht irgend welcher in metallischen Berührungen gelegener Electricitätsquellen völlig ausgeschlossen wurde, indem der Muskel an seiner schmalen Sehne isolirt aufgehängt wurde und der Nerv des secundären Präparats durch die Luft zu dem auf Glas gelegenen Schenkel führte.

Da die meisten durch Berührung des Muskelquerschnittes

[1]) Die Angabe *du Bois-Reymond's* (a. a. O.) lautet: „— man erhält auch keine secundäre Zuckung, wenn man eine Reizwelle in einem Sartorius oder Gracilis erregt, dem das erregbare obere Ende des Ischiadicus anliegt".

mit Flüssigkeiten erzeugten Zuckungen augenscheinlich von geringer Kraft sind, muss ich bekennen von der grossen Energie und Constanz ihrer secundären Wirkungen, im Hinblicke auf die Unmöglichkeit Dasselbe durch Minimalzuckungen vom Nerven erregter Muskeln zu erhalten, etwas überrascht und durch den Widerspruch des auf diesem Gebiete erfahrensten Physiologen misstrauisch geworden zu sein. Es wird sich indess ergeben, dass kaum eine bessere Art, als die hier zu erörternde, existirt, um die Erregungswelle des Muskels oder die ihn durchlaufende electrische Veränderung zur Erregung eines Nerven auszunutzen.

Indem der Sartorius sich biegend und kräuselnd emporschnellt, kann der Verdacht entstehen, dass der angelegte Nerv ihn plötzlich an neuen Punkten ableite, was unter gewissen Umständen sog. „Zuckungen ohne Metalle" erzeugen würde, die mit der electrischen Schwankungswelle nichts zu schaffen hätten. Ich legte daher eine Strecke des Muskels auf eine Glasplatte, deren Rand er um einige Mm. überragte, bettete den Nerven hinzu und quetschte beide mässig mit einer zweiten Glasplatte. Hinreichend plötzliche Benetzung des Querschnittes mit einer der genannten Flüssigkeiten hatte jetzt, ebenso wie das erste Abschneiden des Sehnenansatzes mit der Scheere, kräftige secundäre Zuckung zur Folge, obwohl sich der Nerv gar nicht auf der Muskelfläche zu verschieben vermochte. Noch besser gestaltete sich der Versuch, wenn ich den Nerven zwischen die fascienlosen Innenflächen zweier Sartorien leicht einwalzte und die aus den Glasplatten hervorstehenden Muskelenden einzeln oder beide reizte. Um noch sicherer zu gehen, wurde der Muskel über ein auf Kork gelegtes Glasplättchen gespannt uud mit Igelstacheln so befestigt, dass das breite Ende, dessen Fleisch nur an den Rändern festgesteckt worden, frei über die Unterlage ragte: so gab auch der an der Verkürzung verhinderte, glatt bleibende Muskel secundäre Zuckung.

Wie man sieht ist der durch Dehnung an äusserer Formänderung

verhinderte Sartorius, bei direkter Reizung grade so gut zu secundärer Wirkung tauglich, wie der nach *du Bois-Reymond's* Versuchen bei starker Spannung vom Nerven aus indirekt gereizte Gastrocnemius. Dasselbe scheint für Muskeln, die umgekehrt durch Fixirung eines zuvor erreichten, hohen Verkürzungsgrades jedenfalls an bedeutenderen Gestaltsveränderungen verhindert worden, zu gelten, denn wenn ich einen Sartorius zwischen Glasplatten quetschte, nachdem er dort mittelst zweier Staniolstreifen, sammt dem anliegenden Nerven einige Augenblicke tetanisirt worden, so sah ich ihn später secundäre Zuckung erregen, falls nur so viel von seinem Ende aus den Platten hervorragte, dass daran direkte Reizung möglich blieb. Ich habe versucht die auch für indirekte Reizung nicht ganz unwichtige Frage durch bessere Einrichtungen vollkommener zu erledigen, aber ich habe keine zur Fixirung der Muskelform taugliche Einbettungsmasse finden können; leicht schmelzbares Parafin und Fette erstarren nicht schnell genug zu einem hinreichend unnachgiebigen Panzer, während für diesen Zweck genügend schnell erhärtender Gipsbrei sich zu sehr erwärmt und den Geweben an der Oberfläche zu viel Wasser entzieht.

Ausser dem Anlegen des Scheerenschnittes, ist der mechanische Reiz des Unterbindens mit trockenen oder in Salzwasser getränkten Fäden am Muskel primär, wie secundär wirksam, und ruft häufig eine ganze Reihe von Zuckungen in beiden Präparaten hervor. Ordentlichen primären oder secundären Tetanus von einem in den *Heidenhainschen* mechanischen Tetanometer gezogenen Sartorius zu erzielen, gelang nicht; auch ist es mir nie gelungen secundäre Zuckung von einem durch concentrirtes Glycerin erregten curaresirten [1]) Sartorius zu erhalten.

---

[1]) Meine ältere Angabe, dass concentrirtes Glycerin bei Curaremuskeln, im Gegensatze zu normalen, am Querschnitte als Reiz wirkt, finde ich für das jetzt käufliche krystallisirende, wasserfreie Glycerin bestätigt. Da normale Muskeln durch verdünntes Glycerin erregt werden, konnte an Zunahme

Die einzige Muskelreizung, welche nach meinen jetzigen Erfahrungen keine secundäre Wirkung giebt, ist die mit NH_3. Ich habe meine ältere Angabe, dass der NH_3-Tetanus keine secundäre Wirkung erzeugt, lediglich zu bestätigen und hinzuzufügen, dass es überhaupt keinen mit chemischen Mitteln direkt oder indirekt erzeugten Tetanus giebt, welcher secundären Tetanus hervorriefe; dagegen glaube ich mich früher getäuscht zu haben, als ich den von NH_3-Dämpfen erzeugten stossenden Einzelzuckungen secundäre Wirkung zuschrieb. Dieselbe ist mir zwar jetzt auch vorgekommen, aber niemals bei zuverlässigen, nicht zu sog. spontanen Zuckungen neigenden Nervmuskelpräparaten. Gegenwärtig mehr mit den so constanten Zuckungen normaler und selbst schwach erregbarer Schenkelpräparate vom Sartorius aus bekannt, kann ich den NH_3-Zuckungen diese Fähigkeit nicht mehr zuschreiben und selbst dann nicht, wenn die mit dem secundären Nerven belegte Strecke vor den vielleicht sogleich schwach nervenlähmend wirkenden Dämpfen geschützt wird. Uebrigens giebt es noch eine andere Art stossender Sartoriuszuckungen ohne secundäre Wirkung, nämlich die ohne kenntlichen Anlass auftretenden, anscheinend spontanen, welche allen mit diesem Muskel Vertrauten gelegentlich vorgekommen sein werden.

Mit NH_3-Dämpfen einige Zeit behandelte und bis zur stärk-

---

des Wassergehaltes durch die Vergiftung gedacht werden und ich bat daher Dr. *K. Mays* den letzteren zu bestimmen. Die Analyse ergab bei Fröschen, die während der Vergiftung ödematös geworden, Zunahme (= 2,97 pCt.) des Wassergehaltes von 79,06 auf 82,03 pCt., bei trocken gehaltenen Fröschen dagegen Abnahme (= 2,44 — 1,28 pCt.), da die Muskeln der vor der Vergiftung amputirten Beine 76,79 und 79,50 pCt. H_2O gegen 79,23 und 80,78 pCt. H_2O der einige Stunden nach der Vergiftung untersuchten enthielten. Die Muskeln wurden bei 110° C. getrocknet. Vielleicht beruhen die Zuckungen der Curaremuskeln durch Glycerin auf der von *Röber* gefundenen Verstärkung des Muskelstromes, deren Bedeutung hier vor kurzem *Hering* erkannte (vergl. unten).

sten Verkürzung gebrachte Muskeln liefern häufig hinterher sehr auffallende secundäre Wirkungen, wenn sie selbst gar keine erkennbare Bewegungen mehr ausführen. Es geschieht dies während des Anlegens eines neuen Querschnittes, wobei man den Eindruck empfängt, als ob noch sehr wirksame Erregungswellen im Muskel abliefen, ohne von Contraktionswellen gefolgt zu werden. Ich wage nicht darüber zu entscheiden, weil die Erscheinung öfter dahin führt, bei recht genauem Zusehen noch Spuren primärer Bewegung, in der Tiefe zwischen den Fasern erkennen zu lassen und weil sie jedenfalls in ein sehr vergängliches, bald ins gänzliche Absterben übergehendes Stadium fällt. Hier wäre genaue galvanometrische Untersuchung mehr am Platze, als die mit dem physiologischen Rheoskope und wegen der schon geäusserten Annahme einer von der contractilen zu sondernden, muskulären Leitsubstanz anzurathen.

Die günstigste Anlage des secundären Nerven ist augenscheinlich die mit dem erregbarsten Plexus sacralis und dessen nächster peripherer Fortsetzung, in möglichster Ausdehnung auf die untere Sartoriusfläche, und zwar so, dass etwa 3 Strecken jedesmal parallel der Muskelfaserung laufen; doch giebt es keine Anlegungsweise, welche bei nur einigermassen guter Nervenerregbarkeit nicht zu sehr kräftigen Zuckungen des Schenkels genügte.

Liegt der Nerv dem Muskel parallel, in ganzer Ausdehnung, gradlinig an, so kann es vorkommen, dass die secundäre Zuckung ausbleibt: dann hat eine Gruppe von Muskelfasern auf den Reiz nicht reagirt, wie man ohne Weiteres erkennt, wenn der Nerv an die Kante des Sartorius gelegt worden, von welcher aus durch Anlegen des Querschnittes nicht eher secundäre Zuckung entsteht, als bis die Scheere die zugehörige untere Strecke erreicht. Legt man den Nerven der Mittellinie des Muskels an, und quetscht man vom herabhängenden Ende her einen ent-

sprechenden kurzen Streifen in die Fleischmasse, so wirken weder Scheerenschnitte, noch Benetzungen der ganzen Schnittfläche mit geeigneten Flüssigkeiten secundär. Umgekehrt kann man den Muskel von beiden Kanten her mit zwei übereinander liegenden, nicht völlig bis zur Mittellinie reichenden, queren Einschnitten versehen und von einem weiter unten angebrachten totalen Querschnitte die besten secundären Zuckungen erzielen, während dann zwei andere mit ihren Nerven den Kanten näher angelegte Schenkel in Ruhe bleiben. Es genügen unter diesen Umständen äusserst schmale Muskelfasergruppen, deren Querschnitt den des Nerven durchaus nicht erreicht, und welche contrahirt nichts, als eine von Querfalten berandete Furche am Muskel erzeugen, sogar zu sehr energischen secundären Zuckungen. Was ich darnach erwarten durfte, gelang über Erwarten gut: ich befestigte grosse Sartorien, wie immer an ihrer unteren Sehne, mit einer guten Klemmpincette und riss sie vom breiten Ende her der Art auf, dass nur ein schmaler Streif von der Dicke mässiger Froschischiadici und $^1/_2$ bis $^2/_3$ der Länge des Muskels stehen blieb, indem ich das übrige Fleisch nach oben quer abschnitt. In der Regel ist der benutzbare Muskelrest ein der Kante naher Streif, so dass der Muskel nun die Gestalt eines Beiles hat. So lange der dünne glänzende Faden überhaupt noch selber leidlich auf den Scheerenschnitt und darauf auf HCl von 0,2—0,5 pCt. reagirt, thut es auch der Schenkel, dessen Nerv in möglichster Länge nur ihn und nichts von dem Kopfe des Beiles berührt. Der Versuch erfordert weniger Geschick und Eile, als es scheinen mag und wird, ich bin dessen sehr sicher, Jedem, der eine Stunde daran wenden will, trotz einiger Misserfolge das beschriebene Resultat liefern. Es ist gut nur Curaremuskeln dazu zu nehmen, die überhaupt für die meisten direkten Reizungen und secundären Wirkungen am geeignetsten scheinen. Das Auffasern oder Abreissen der Streifen durch Schneiden zu ersetzen, ist nicht rath-

sam, da schräg durchschnittene Muskelfasern für das schmale Bündel unverletzter die verderblichsten Nachbarn sind; es ist mir der Versuch auch nicht mit den bei genügender Länge übrigens noch zu dicken Sartorien kleiner, junger Frösche gelungen, vielleicht nicht wegen der merkwürdigen, von *Soltmann* [1]) entdeckten Eigenschaften der Muskeln junger Thiere. Den Sartorius des dünnbeinigen Laubfrosches zu versuchen fand ich noch keine Gelegenheit.

Da die secundäre Wirkung der Sartoriusfasern unter den eben genannten, gewiss denkbar ungünstigsten Bedingungen eintrifft, kann es nicht Wunder nehmen, dass auch der zu erregende Nerv in anscheinend ungünstigster Weise angelegt werden darf. Das Nervenstück braucht nur sehr kurz zu sein und kann ein weit vom eigenen Querschnitte und den erregbarsten Strecken des Plexus sacralis entferntes, also das der Kniekehle sein; es kann sogar rechtwinklig über die Muskelfasern laufen, oder den Muskel als kleinster Ring umschlingen. Ich brauche kaum zu sagen, dass man nacheinander viele secundäre Zuckungen beim Aufarbeiten eines einzigen Sartorius von unten nach oben erhält, indem man den Nerven bis zum letzten kegelförmigen Stückchen nach und nach hinaufschleift; auch scheint wenig darauf anzukommen, ob der Nerv dem erregten Muskelquerschnitte nahe oder fern anliegt.

Besonderes Interesse verdient die Erregung des rechtwinklig über den Muskel gebrückten Nerven. Die Lage wird leicht erzielt, indem man den N. Ischiadicus des, wie immer, auf einer beweglichen Glasplatte befestigten Schenkels mit dem Plex. sacr. an einen geeignet fixirten Glasstab klebt, und ihn nach mässiger Spannung der Innenfläche des hängenden Muskels anlegt oder den Muskel einfach darüber hängt. Im letzteren Falle wird die

---

[1]) *Soltmann,* Jahrb. f. Kinderheilkunde. 1877.

energischste Zuckung am Schenkel beobachtet, indem man dem mit beiden Enden herabhängenden Sartorius auf einmal einen Doppelquerschnitt anlegt, oder diesen in bekannter Weise benetzt. Für die letztere Abänderung empfiehlt es sich, den Muskel um die Aussenfläche zusammengeklappt über ein recht fein ausgezogenes, zweimal bajonettförmig gebogenes Glasstäbchen zu hängen und den Nerven genau auf den First zu legen. Wie indess die Querlage erzielt sein mag, immer wird man finden, dass es an dem von einem Ende erregten Sartorius keine Stellen oder Linien giebt, die secundär unwirksam wären, und da man das Nämliche auch für Längsanlagerungen mit sehr kurzen Nervenstrecken findet, so kann man also von diesem besonders regulär gebauten, jederseits mit Querschnitten versehenen Muskel, an welchem *du Bois-Reymond's* ganzes Gesetz des ruhenden Muskelstromes ungetrübt zur Erscheinung kommt, durchaus nicht behaupten, dass seine secundäre Wirksamkeit von der Grösse des Ruhestromes in dem Grade abhängig sei, um etwa in dieser Hinsicht von einem Aequator oder von neutralen Anordnungen reden zu dürfen.

Secundäre Zuckung nach direkter electrischer Reizung.

Bis vor Kurzem sind die auf Benetzung des Muskelquerschnittes erfolgenden Zuckungen bekanntlich nach meinem Vorgange, als durch chemische Reizung entstandene aufgefasst worden. Nach *E. Hering*'s[1]) neueren Versuchen rühren dieselben aber von electrischer Reizung her, da nur leitende Flüssigkeiten und diese nur in dem Falle wirksam sind, dass sie ausser dem reinen Querschnitte auch eine Randzone der Muskeloberfläche, vielleicht nur einzelner Muskelfasern innerhalb des Querschnittes, einigermaassen plötzlich und in solcher Weise berühren, dass ihr Leitungs-

[1] Wiener Acad. Ber. LXXIX. 1879, 4. Jan.

widerstand klein genug bleibt. Die fraglichen Zuckungen sind hiernach kurz gesagt in die Classe der Zuckungen ohne Metalle zu verweisen und es ist *Hering*'s Verdienst, diese seit *Galvani*'s Zeiten unbekannt gebliebenen, in zahlreichen Beziehungen wichtige Art solcher Zuckungen entdeckt zu haben. Je schwerer ich mich anfänglich dem veränderten Thatbestande gefügt habe, desto weniger wünsche ich Zweifel über meine jetzige volle Zustimmung zu *Hering*'s Auffassung entstehen zu lassen. Es hatte mir zwar der Gedanke, dass Nebenschliessung zum Muskelstrome bei der mir ehedem von *du Bois-Reymond* empfohlenen und geschenkten Methode der chemischen Muskelreizung ins Spiel kommen könnte, vorgeschwebt, ich beging aber den Fehler, diesen, wie wir jetzt sehen, cardinalen Umstand für ausgeschlossen zu halten, nachdem ich Berührungen des Muskelquerschnitts mit blankem Platin oder Quecksilber ebenso unwirksam gefunden hatte, wie die Benetzung mit reinem Wasser und den Lösungen einiger Metallsalze, die ich ihrer Natur und Concentration nach für genügend gute Electricitätsleiter genommen hatte. Jetzt ist es aus *du Bois-Reymond's* späteren Arbeiten bekannt, dass die Grenze von Muskeln und Nerven an Metallen momentan polarisirt wird und von andrer Seite festgestellt, dass Sublimatlösungen, deren Unwirksamkeit am wichtigsten schien, dem Strome gegen alles Erwarten, fast ebenso grossen Widerstand bieten, wie reines Wasser.

Von allen Versuchen *Hering's* beweisen in meinen Augen die Zuckungen eines unverletzten Curaresartorius, auf Berührung mit Längs- und Querschnitt eines zweiten, am reinsten, dass der Muskelstrom im Stande ist, bei der Schliessung einen Muskel von gleichem Querschnitte und Leitungswiderstande zu erregen. Ich selbst bin in der Lage die Erregung eines Sartorius durch Nebenschliessung seines eigenen Stromes zu erweisen, während sich derselbe bereits an seinem Querschnitte mit einer leitenden Flüssigkeit in dauernder Berührung befindet und ohne dass er

irgendwo von Neuem benetzt würde, ein Nachweis, der mir um so nothwendiger schien, als damit die von *Hering* bezeichnete Aufgabe der Zukunft gefördert wird, neue Methoden zum Studium der chemischen Reizung zu finden, welche zu trennen haben werden, was ihr und was der Zuckung ohne Metalle zuzuweisen ist, wenn wir die am Querschnitt entblösste Muskelsubstanz durch Berührung mit einem chemischen Mittel erregen. *Hering* führt zwar selbst einen Versuch an, in welchem er die Benetzung des Muskels gänzlich vermied, indem er Längs- und Querschnitt mit Platin berührte und schnell leitend verband, wobei wirklich Zuckungen auftraten; da der Erfolg aber unsicher, oder meist ein sehr schwacher war und die metallische Berührung des thierischen Gewebes anderweitige Stromquellen nicht gänzlich ausschloss, hielt ich die folgende Abänderung für nöthig.

Um die electrische Erregung nur durch Nebenschliessung mittelst leitender Flüssigkeiten zum Vorschein zu bringen, hänge ich den Sartorius wie gewöhnlich an seiner spitzen Sehne auf, tauche ihn mit dem unteren breiten Ende so tief in NaCl von $^1/_2$ pCt. ein, dass er nicht mehr herausschnellt und ziehe ihn langsam wieder empor, bis der Querschnitt den Flüssigkeitsspiegel grade noch berührt. Hierauf lege ich seiner Innenfläche eine vorn meisselartig zugeschärfte Kochsalzthonwalze an und bringe deren anderes Ende durch das Salzwasser mit dem Muskelquerschnitte in leitende Verbindung. Um dies zu erreichen, dient folgende Einrichtung: auf einem gläsernen Träger ist ein Thonzapfen von der Dicke eines Bleistiftes angeklebt, dessen oberes Ende heberartig in das kleine an der Spitze desselben Trägers befindliche Gefäss reicht, welches die Lösung zur Benetzung des Muskelquerschnittes aufnimmt. Das Gefäss wird zweckmässig aus Wachs oder Parafin geknetet, worin das Salzwasser einen Meniscus bildet, der das Anhängen des Muskels gegen die Wände verhindert. Der Thonzapfen ragt aus demselben mit seinem

andern Ende ebenso nach abwärts, wie das stumpfe Ende der vorgenannten, ebenfalls gekrümmten Thonwalze von einem zweiten Träger frei herabhängt. Hebt man nun den Spiegel einer Salzlösung, die sich in einer breiten Schale befindet, schnell gegen die in der Luft hängenden Thonenden, so wird der ruhende Sartorius plötzlich mit einer Nebenschliessung von grossem Querschnitte versehen und von seinem eigenen Strome erregt. Zur Erzielung guter Zuckungen empfehlen sich besonders Curaremuskeln; ausserdem ist es nöthig den Versuch erst zu beginnen, nachdem der Muskel einige Zeit bis zum Abgleiten der überschüssigen Salzlösung von seiner Oberfläche gehangen hat und die zugeschärfte Thonwalze möglichst nahe über dem Querschnitte anzulegen, also ein möglichst kurzes Muskelstück abzuleiten. Bestenfalls habe ich auf diese Weise so heftige Zuckungen erfolgen sehen, dass der Muskel emporschnellte, wie wenn er direkt am Querschnitte mit Säure berührt worden, wobei er den Kreis natürlich unterbrach; in andern Fällen kam es zu Zuckungen, die zwar deutlich, aber so schwach waren, dass die Berührung nirgends gelöst wurde, und dann sah man die von *Hering* beschriebene dauernde Unruhe, die mit der Oeffnung des Kreises aufhörte, ohne jemals mit einer verstärkten Bewegung abzuschliessen. Die Unruhe besteht in einem Wogen und fibrillären Zucken, vorzugsweise der intrapolaren Strecke, und bei genauerer Betrachtung bemerkt man, dass sie am deutlichsten in der Nähe der Längsschnittelectrode, wo der Strom austritt, beginnt, was mit dem Erregungsgesetze des Muskels übereinstimmt. Zuweilen gelingt die Zuckung ohne Metalle mit den gewöhnlichen Thonelectroden, wenn man den frischen Sartoriusquerschnitt an die eine anklebt und die andere zugespitzte, möglichst nahe darüber, mit der Kante des Muskels berührt, worauf sich der Muskel bei Schluss des Kreises krümmt, nach der Oeffnung wieder streckt. Es können auch zwei Muskeln nach Einschaltung eines Hilfs-

thones in gleicher Richtung hintereinander zwischen die Electroden gebracht werden; man sieht dann die Zuckung, nach Verbindung der endständigen Thonzapfen durch Salzlösung, in beiden Präparaten besonders kräftig eintreten, während sie bei jeder zur Compensation der Muskelströme führenden Anordnung, die *Hering* bei directer Anlage auch unwirksam fand, ausbleibt. Ein anderes Verfahren besteht darin, die Muskeln um ihre Aussenfläche zusammenzuklappen und jeden mit dem Aequator und dem Doppelquerschnitte leicht zwischen die Thone zu stemmen: nach Schliessung des Kreises beginnen sie dann ein sehr merkwürdiges Spiel, indem jede Zuckung den Aequator etwas lockert und die Widerstände soweit ändert, dass sich die contrahirten Stellen wieder strecken; hieraus entwickelt sich oft eine länger anhaltende rhythmische Bewegung, indem die Muskeln wie Zungen gegen die Thonflächen lecken und nach der Berührung sogleich wieder zurückfahren. Nicht nur Umkehren eines der Muskeln, sondern auch Einschalten eines dritten, verkehrt angeordneten Sartorius mit einem vierten Hilfsthone in die Reihe hebt überall die Zuckung auf.

Sieht man von der letzten Modification der Erregung ohne Metalle, wo der Aequator zu zwei Querschnitten abgeleitet wird, ab, so stellt sich als die günstigste Anordnung immer diejenige heraus, bei welcher der Aequator der intrapolaren Strecke möglichst fern bleibt und die Längsschnittelectrode dem Querschnitte möglichst nahe liegt. Es ist also sehr begreiflich, dass der Muskel auf Benetzung seines Querschnittes mit einer genügend leitenden Flüssigkeit, die gewiss selten ermangelt, etwas auf den Längsschnitt überzugreifen, mit der zur Erregung nöthigen Nebenschliessung zu seinem eigenen Strome versehen wird. Indess könnte der Querschnitt allein, an welchem das Centrum bekanntlich den negativsten Punkt bildet, dazu vielleicht schon genügen; ich habe mich aber vergeblich bemüht, durch Ableitung von einem

centralen und einigen peripherischen Punkten regelrechter Querschnitte dicker Oberschenkelmuskeln Wirkungen auf Sartorien zu erzielen. Ferner gelang es niemals einen stromlos eingeschalteten Sartorius durch einen andern in günstigster Weise stromgebend angeordneten zu erregen, oder den letzteren selbst dabei zucken zu sehen; die Widerstände im Kreise müssen offenbar kleiner sein, als die der intrapolaren Muskelstrecken selbst, wenn plötzlicher Schluss eine zur Erregung genügende Stromesschwankung darin geben soll. Endlich fand ich die Existenz eines künstlichen Querschnittes ganz unumgänglich, da jede anscheinend noch so günstige Anordnung sowohl bei einem, wie bei zwei zugleich eingeschalteten Muskeln versagte, so lange die kurze, breite Sehne an der Symphyse, auf welche es bei diesen, von der unteren schmalen Sehne Umgang nehmenden Versuchen ankommt, nicht entfernt und der Muskel nicht durch wirkliche Querschnitte entblösst war. *Hering*'s leicht zu bestätigende Angabe, dass ein völlig unverletzter, an beiden natürlichen Enden schwebend gehaltener Curaresartorius durch einen andern mit künstlichem Querschnitte und der Oberfläche direkt oder, was freilich seltener gelingt, mit einem Theile auf die benachbarten Gewebe fallenden, in Zuckungen gerathe, ist darum um so wichtiger, obschon auch hier, wo die Zuleitung günstiger, wie bei allen einzuschaltenden künstlichen Leitern zu sein scheint, der Stromgeber wenigstens immer angeschnitten sein muss.

Wie *Hering* zeigt, beruhen nicht nur die Zuckungen eines plötzlich in leitende, chemisch möglichst indifferente Flüssigkeit getauchten oder tiefer einsinkenden Muskels, sondern auch die rhythmischen Bewegungen des ganz und dauernd untergetauchten, wenigstens theilweise auf electrischer Reizung durch den eigenen, jetzt bleibend geschlossenen Strom. Statt der gebräuchlichen $^1/_2$—$^3/_4$ pCt. NaCl enthaltenden Lösung empfehle ich dazu eine in neuerer Zeit von mir vielfach und mit besserem Erfolge er-

probte Auflösung von 5 gr. NaCl und 2,5 gr. gewöhnlichem, alkalisch reagirenden, krystallisirten Natriumphosphat in 1 Lit. H_2O, worin ein möglichst ohne Verletzung präparirter Sartorius alsbald zu zucken beginnt und nach dem Anlegen eines Querschnittes mit der Regelmässigkeit eines schlagenden Herzens, jedoch in schleunigerem, nur sehr allmählich abnehmenden Rhythmus während 45 Minuten damit fortfährt. In einer Schale mit ebenem Boden pflegt der Muskel, wenn er mit der Kante aufliegt, sich viele Male im Kreise umherzutreiben, indem er sich bei jeder Zuckung um seine innere Fläche krümmt. Ist das Spiel erloschen, so fängt es nach jedem neuen Querschnitte wieder an, um darauf nach 10, 7, 5 und weniger Minuten abermals zu schwinden. Es wird nicht leicht sein die wahre Ursache dieses merkwürdigen Phänomens ganz zu enthüllen; wenn aber, wie es wahrscheinlich ist, hier auch chemische Reizung im Spiele ist, so bleibt es denkbar, dass die Zuckung auf Benetzung des Muskelquerschnittes mit den scheinbar unschuldigsten Mitteln, gemischten, d. h. sowohl chemischen, wie electrischen Ursprunges sei.

Ist die auf Benetzung des Muskelquerschnittes erfolgende, zu secundärer Wirkung höchst geeignete Zuckung lediglich electrischen Ursprungs, so war zu erwarten, dass Reizung einer endständigen kurzen Sartoriusstrecke durch zugeführte künstliche electrische Ströme ein vortreffliches Mittel sei, um von den übrigen Antheilen des Muskels die besten secundären Zuckungen zu erhalten. Zu meinem Erstaunen fand ich das Gegentheil: ich war genöthigt Reize von solcher Mächtigkeit anzuwenden, dass ich sogleich nach Mitteln suchen musste, um mich vor Täuschungen durch Stromschleifen und unipolaren Wirkungen zu schützen. Beim Nerven pflegt gegen die ersteren Durchschneidung und Wiederankleben, oder Unterbindung mit einem feuchten Faden ange-

wendet zu werden, ich glaube aber, dass man auf diese Mittel nie verfallen wäre, wenn man sie zuerst an einem Muskel hätte ausführen müssen, oder wenn Jemand, der frische Nervenquerschnitte oder Unterbindungsstellen am Nerven mikroskopisch untersuchte, in die Lage gekommen wäre, die Nervenleitung unterbrechen zu sollen, ohne die Widerstände für electrische Vorgänge ändern zu dürfen. An der lebenden Muskelfaser erzeugt Durchschneidung Anschwellung der Enden unter Austritt pilzförmiger Muskelmassen, Unterbindung Zurückweichen der contractilen Substanz mit Entleerung der Sarkolemschläuche, die unter dem Faden auf ein Minimum zusammengehen und sich nach dessen Entfernung nicht wieder füllen; und ehe dies nicht durch Anziehen der Schnüre mit ganzer Kraft erreicht ist, geht die mittelst eines Scheerenschnittes z. B. erzeugte Erregung noch überraschend gut durch solche Stellen hindurch. Dass der Muskel nach diesen Behandlungen mit einer Brücke versehen ist, deren Widerstände bei electrischen Vorgängen und deren electrischer Widerstand rein physikalisch, nämlich abgesehen von dem unvollkommen bekannten electromotorischen Eigenverhalten der Muskelsubstanz genommen nicht mehr dieselben sind, wie in dem vorherigen, damit zu controlirenden Zustande, liegt auf der Hand. Ich habe mich daher nach andern Mitteln umsehen müssen und glaube ein leidlich genügendes im Abtödten durch rasches Gefrieren gefunden zu haben, nachdem ich von dem Erwärmen zurückgekommen war, weil es schwer hielt, dabei Vertrockenen oder unerwünscht ausgedehnte Wirkungen zu vermeiden. Ein Muskel kann zwar zu steinhartem Eise erstarren und wieder leistungsfähig werden, wie es am einfachsten die zu klappernden Atrappen erfrorenen Frösche beweisen, welche wieder zum Leben, obschon nicht zu längerer und munterer Existenz aufthauen, ist er aber tief abgekühlt und schnell wieder gethaut, so ist, was *Horvath* zuerst erkannt und unterschieden haben dürfte, seine Erregbar-

keit unwiederbringlich dahin. Indem man eine auf —13° C. abgekühlte gesättigte NaCl Lösung, die aus der Tiefe jeder guten Eis-Salzmischung abläuft, durch eine recht feine silberne Röhre leitet, welcher der Sartorius angeschmiegt worden, gelingt es den Muskel mit einer bis zur andern Fläche durchgreifenden, harten Inscription zu versehen, die sogleich wieder erweicht, wenn die Salzlösung aus der Röhre durch warme Luft zurückgeblasen wird. Der Muskel ist dann von der Röhre leicht herunterzunehmen und besitzt jetzt eine selbst für den mikroskopischen Anblick nicht wesentlich unterschiedene Stelle, welche keine Erregung mehr fortpflanzt.

Um zunächst ähnliche Verhältnisse, wie bei den Querschnittsbenetzungen zu haben, wurden einige Versuche mit dem hängenden Sartorius angestellt, dessen unteres Ende mit zwei schmalen Streifchen in Salzwasser getränkten Seidenpapiers als Electroden versehen worden. Der eine Streif bedeckte den freien Querschnitt, von dem er an der Kante mit einem kurzen, rechtwinklig abgebogenen Stücke in ein Salzwassernäpfchen reichte, während der andere der inneren Muskelfläche möglichst nahe darüber anliegende so geknickt und gedreht wurde, dass er z. Th. in das Salzwasser eines zweiten Näpfchens tauchte. Es ist nicht gerade bequem die Einrichtung herzustellen und man kommt damit noch am Besten zum Ziele, indem man die den Strom zuleitenden, aus Parafin gekneteten Näpfchen sehr nahe aneinander bringt. Führt man dem Muskel auf diese Weise einzelne Inductions-Schliessungs- oder Oeffnungsschläge zu, während seinem oberen Abschnitte der Nerv eines secundären Schenkels in günstigster Anordnung mit 2 bis 3 Schleifen angelegt ist, so sieht man den letzteren erst zucken, wenn der Sartorius sehr kräftig erregt worden, niemals so lange die primäre Reaction schwach oder mässig ist. Viele Male sah ich den Sartorius gut emporschnellen und die Leitung zerstören, bei vollkommener Ruhe des Schenkels, also ohne secundäre Wir-

kung, wo Zuckungen anscheinend derselben oder selbst größerer Energie, wenn sie durch Querschnittsbenetzungen erzeugt gewesen wären, dieselbe sicherlich gehabt hätten.

Die gewöhnlichere Anordnung hier geeigneter electrischer Reizversuche braucht kaum beschrieben zu werden: ich steckte, wenn der Muskel hängen sollte, als Electroden feine, nach Bedürfniss gebogene Insectennadeln, die mit den Köpfen in Quecksilber tauchten, in der Ebene seiner Kanten quer durch den Muskel, oder ich befestigte denselben mit Igelstacheln an die Ränder einer Furche, die in eine Korkplatte eingeschnitten worden, in welcher sich Electroden aus dünnem, amalgamirten Zinkdrath befanden. In letzterem Falle ist besonders darauf zu achten, dass der grösstentheils auf einem untergeschobenen Streifen von Deckglas ruhende Muskel nicht mehr gespannt werde, als zur sicheren Ausführung einer Versuchsreihe nöthig ist und dass er zwischen den Electroden vollkommen fixirt bleibe, was am besten erreicht wird, wenn einer der Zinkdräthe über die Fascienfläche, der andere über die Innenfläche läuft. Das mit allen diesen Einrichtungen gewonnene Resultat war nicht verschieden von dem früheren: es bedurfte so kräftiger Inductionsschläge, um die ersten schwachen, secundären Zuckungen zu erhalten, dass die Erregung des secundären Nerven meist nachweislich gemischter Natur, d. h. zum Theil durch Stromschleifen bedingt war, wenn derselbe nicht mehrere Millimeter und weiter entfernt von der nächsten Electrode angelegt wurde. In Entfernungen von etwa 10 mm. war allerdings, wie die Controle durch Gefrieren zeigte, die secundäre Wirkung rein zu beobachten, aber diese versagte oft nach einigen Versuchen bald, wenn der Reiz nicht erheblich verstärkt wurde. Nach vielem Probiren ist es mir endlich auch gelungen, bei derjenigen Intensität der Inductionsschläge, welche zu secundären Einzelzuckungen ausreichte, durch rasche Folge der Reize secundären Tetanus zu erhalten. Die sich hier aus der Unsicher-

heit der Contakte ergebende Schwierigkeit ist bekannt, ich war aber noch wegen einer anderen Störung lange der Meinung, dass der secundäre Tetanus trotz der bei Einzelreizungen schon nöthigen erheblichen Reizgrösse bedeutend erhöhter primärer Reizung bedürfe. Jener Tetanus ist nämlich ohne solche Verstärkung ungemein flüchtig, wird schleunigst stossend oder wühlend und erlischt gleich darauf ganz; seine Vergänglichkeit ist um so grösser, je mehr der Muskel gespannt wird und wenn man den Muskel an aller Gestaltsveränderung durch Dehnung verhindert hat, so ist es überhaupt nur möglich secundären Tetanus zu erzielen durch Reizungen, die an der Grenze der zulässigen, durch Stromschleifen in Täuschungen führenden stehen. Ob das *Kronecker*'sche Toninductorium, das die Unzuverlässigkeit schnell arbeitender Contakte in glücklichster Weise umgeht, hier brauchbar sei, weiss ich nicht, da ich den Apparat noch nicht besitze. Ich habe mich nach *Bernstein*'s Vorgange solcher Einrichtungen bedient, welche der Entstehung des Funkens im primären Kreise möglichst vorbeugen und dazu die *Helmholtz*'sche Modification des Schlittenapparates genügend gefunden, als ich den Contakt durch ein mit der Hand zu drehendes *Breguet*'sches Telegraphenrelais ersetzte, in welchem eine Platinafeder bei hier genügend raschem Gange, mit grosser Sicherheit jedesmal gegen die Platinspitzen gepresst wird.

Um der Peinlichkeit, zum Schutze vor Stromschleifen die Controle durch Gefrieren stets bereit haben zu müssen, zu entgehen, bediente ich mich weiterhin einer schon vor langer Zeit von mir erprobten[1]) electrischen Erregungsweise, welche die beste Localisirung des Reizes gestattet. Vor einigen Jahren hat *Tiegel* wieder auf dieselbe aufmerksam gemacht und sie in verbesserter Weise erfolgreich theils allein, theils mit *Gergens*[2]) zu locali-

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 483.

[2]) *Pflüger*'s Arch. XII. S. 141 u. XIII. S. 61.

sirter Reizung verwendet. Es handelt sich dabei wesentlich um die Verwendung unipolarer Wirkungen und um Aehnliches, wie Das, was in der Electrotherapie noch unter die Bezeichnung der polaren Methode fällt. Ich verbinde, während der primäre Kreis eines gewöhnlichen, den Eisenkern enthaltenden Schlitteninductoriums mit zwei *Daniell*'schen Elementen versehen ist, das eine Ende der secundären Rolle mit der Gasleitung und benutze das andere in doppelter Weise zur Reizung. Entweder wird das Präparat zur Erde abgeleitet und mit der freien, in Glas gefassten Electrode berührt, oder es wird auf eine isolirte Metallplatte gelegt, die mit der Electrode fest verbunden bleibt, und mit einer stumpfen Nadel da berührt, wo es gereizt werden soll. Man kann die Nadel an einem metallenen Griffe einfach mit der Hand fassen und ableiten, ich fand es aber sicherer sie an einer langen, leitend zum Erdboden verbundenen, feinen Hosenträgerfeder zu befestigen. Auf diese Weise ist man im Stande nicht nur an curaresirten und normalen Muskeln durch Berührung eines Punktes eine einzige Muskelfaser oder sehr schmale Fasergruppen kräftig, ohne die Nachbarschaft zu erregen, sondern auch, wie *Tiegel* zeigte, von einem Nervenstamme aus heftige Zuckungen und Tetanus einzelner Muskeln, oder bestimmter Faserbündel dieser zu erzeugen, bei vollkommener Ruhe der nächsten Umgebung. Um zu sehen, Was die Methode leistet, empfehle ich die Stämme, welche den Plex. sacr. zusammensetzen, mit der Nadel abzutasten, worauf z. B. partielle Zuckungen im Sartorius auftreten, die entweder mehr den inneren oder den äusseren Theil des Muskelbandes einnehmen, je nachdem der eine oder der andere Antheil des grossen Nervenstammes gereizt worden. Am blossgelegten Rückenmarke gelingt es durch Betasten der hinteren Stränge bald diese, bald jene ausgedehnte oder beschränktere Reflexbewegung mit der grössten Regelmässigkeit zu erzeugen, oder nach der geringsten Verschiebung

der Nadel alle Effecte schwinden, nach Rückkehr der Nadel auf den alten Punkt wieder erscheinen zu sehen. Zur electrischen Erregung des Querschnittes oder des einzelner Theile beraubten Rückenmarkes ist die Methode, wie ich bemerkte, ebenfalls verwendbar und gewiss vor vielen andern zu empfehlen. Da man sich der sogenannten polaren Methode namentlich auf diesem Gebiete nach dem Vorgange von *Fritsch* und *Hitzig* schon mit bestem Erfolge bedient, brauche ich nur im Allgemeinen der Cautelen, die sie erfordert und einzelner Nachtheile zu gedenken. Hinsichtlich der ersteren ist auf ihr Princip zu verweisen, wonach die Ströme bei gerade genügendem Rollenabstande wirklich nur unmittelbar unter der Electrode, also in kleinster Fläche die zur Erregung erforderliche Dichte erreichen, während dieser Ort sich mit zunehmender Intensität nach allen Dimensionen vergrössert, woraus die Regel erwächst die Berührung an Nerven und Muskeln vorzunehmen, die mit möglichst breiter Fläche guten Leitern, z. B. andern Theilen des Präparates oder Kochsalzbäuschen und Thonen aufliegen. Die Nachtheile liegen in der allzugrossen Localisirung des Reizes, die es verhindert, wenn man nicht übermächtige Reize und bedenkliche Funken haben will, genügend in die Tiefe zu dringen. Am Sartorius z. B. ist es kaum möglich andere als die zu Tage liegenden Muskelfasern zu erreichen, denn nicht einmal die in dem Muskel eingeschlossenen Nerven kann man treffen, mit Ausnahme der wenigen, am Hilus oberflächlich verlaufenden; dies ist der Grund, wesshalb der Muskel bei dem Verfahren die bekannten von dem Nervenreichthume und der Nervenlosigkeit seiner einzelnen Strecken bedingten Unterschiede der Erregbarkeit nicht zeigt. Indem man nun einen Sartorius, gleichviel ob curaresirt oder nicht, mässig ausspannt und z. Th. mit dem secundären Nerven belegt, hat man es in der Hand ihn mit einer contrahirten Furche zu durchziehen, die entweder neben oder unten jenen fällt. Nur im letzteren Falle entsteht secundäre

Zuckung und ich habe es dahin bringen können, diese ausfallen zu sehen, wenn ich die Electrode um ein Minimum zur Seite schob oder fast unmittelbar neben den Nerven auf das Fleisch setzte. Da die *Helmholtz*'sche Vorrichtung und die Entfernung des Eisenkernes im primären Kreise bei diesem Verfahren nicht zu verwenden sind, muss die sehr bedeutende Annäherung, deren die inducirte Rolle bedurfte, bis man von secundär wirksamen Einzelzuckungen zu secundärem Tetanus gelangte, dem von Funken begleiteten Contakte am Unterbrecher und dessen Unzuverlässigkeit bei raschem Vibriren zugeschrieben werden. Der secundäre Tetanus trat indess in voller Stärke nach solchen Reizen auf, deren sehr localisirte Wirkung ohne Weiteres ersichtlich war. Hiernach erzeugt also electrische Reizung primäre Zuckungen und Tetanus, welche ihrerseits dieselben Phänomene secundär hervorrufen, unter Umständen, wo nur Muskelfaserbündel, deren Dicke die des angelegten Nerven sicher nicht erreicht, primär erregt sind.

Auch bei der unipolaren Methode sind die auf schwächeren, obschon primär weitaus genügenden Reiz erfolgenden Zuckungen secundär unwirksam und erst nach bedeutender Verstärkung fähig, angelegte Nerven zu erregen. Allem Anscheine nach ist wenigstens für die Entstehung des secundären Tetanus die Entfernung des primären Reizortes von der Gegend, wo der Schenkelnerv anliegt, nicht gleichgültig, um so ungünstiger, je grösser sie ist.

Ich bin einstweilen genöthigt die auffallende Intensität, deren der electrische Reiz, so lange derselbe in Inductionsschlägen besteht, bedarf, um primäre Zuckungen mit secundärem Erfolge zu erzeugen, unaufgeklärt zu lassen.

Bekanntlich hat *Matteucci* zuerst gezeigt, dass der von seinem Nerven her gereizte Muskel andere Nerven erregt, die nicht direct, sondern auf einer Unterlage benetzten Fliesspapiers angelegt worden und bemerkt, dass die Wirkung auch durch eine

Blattgoldbelegung übertragen wird, wenn darin Risse sind. Da *Matteucci* den Sinn dieser einfachen Thatsachen nicht erfasste, blieb es *du Bois-Reymond* vorbehalten die Möglichkeit der Ableitung der secundären Wirkung durch Electricitätsleiter darzuthun und damit die electrische Natur des Vorganges zu beweisen. Was an dem Gastrocnemius so leicht gelingt, nämlich die seine Erregung begleitende electrische Veränderung in irgend einer Weise von zwei Stellen der Oberfläche oder vom Sehnen- und Knochenansatz dem secundären Präparate mit höchster Wirksamkeit zuzuleiten, das versagt, wie es scheinen will, am direct gereizten Muskel gänzlich. *Matteucci*'s Versuch mit dem nassen Papierstreifen trifft zwar oft zu an Sartorien, die mit in Salzwasser getränktem Seidenpapier überzogen worden, sowohl beim Anlegen von Scheerenschnitten, wie bei Benetzung der Querschnitte mit verdünnter Säure, wenn der secundäre Nerv dem Papier in einiger Ausdehnung angeschmiegt worden, es hat mir aber jede Ableitungsweise getrennter Punkte oder Stellen des Muskels, mit Ausnahme einer einzigen, bei welcher Täuschungen nicht ausgeschlossen sind, versagt.

Um hierüber experimentiren zu können, muss man wissen, dass einige directe Anlagen des Nerven, welche nach den geläufigen Vorstellungen über die Abhängigkeit der secundären Erregung vom Muskelstrome kaum als wirksam angesehen werden dürften, die secundäre Zuckung keineswegs ausschliessen. So wenig dies die Querlage, wie schon erwähnt, im Allgemeinen oder am Aequator thut, ebenso wenig gilt es für die Querschnittsfläche des Muskels. Um den Nerven bequem auf den Sartoriusquerschnitt zu legen, fasse ich den Muskel mit spitzen, an Kugelgelenken befestigten Klemmpincetten von Elfenbein, an zwei gegenüberliegenden Punkten seiner Kanten, ziemlich nahe dem unteren, breiten Ende, so dass er mit der Spitze abwärts hängt. Was über die Fixirpunkte hinausragt ist steif genug um den dort frisch ange-

legten Querschnitt emporragen zu lassen und ziemlich horizontal zu erhalten. Der Nerv ist mit dem Plexus sacralis, oder mit einer seinem frischen Querschnitte nahen Strecke, unter sorgfältigster Vermeidung der Ränder oder Stellen des Längsschnittes anzulegen. So lange ich im Herbste und im Winter in dieser Weise experimentirte, habe ich geglaubt den Querschnitt nur ausnahmsweise für wirksam halten zu dürfen, wenn das spitze Ende durch rasche, rechtwinklig zur Längsrichtung des Muskels gehende Scheerenschnitte, durch Benetzung oder electrisch gereizt wurde, während mir schräges Schneiden und rasche Berührung der so gewonnenen Schnittflächen mit verdünnten Säuren häufiger positive Resultate gaben; die ersten im März und einige Wochen später frisch eingefangenen Frösche belehrten mich aber von der fast constanten Wirksamkeit vollendeter und regelrecht verlaufender Muskelquerschnitte und dass die Schrägreizung des unteren Endes, wie man es nennen könnte, daran kaum bessere Erfolge erzielt. Ich habe auch dieselben Querschnitte, ohne Anfrischung, zu mehreren sich rasch folgenden secundären Reizungen und sogar zur Erzeugung eines freilich sehr vergänglichen und schwachen Tetanus während entsprechender electrischer Reizung des spitzen Sartoriusendes tauglich gefunden.

Eine andere Anlegungsweise, der ich selber kaum Erfolg zugetraut hatte und von welcher ich denselben wohl auch nicht gefunden hätte, wenn sie nicht für den jetzigen Zweck zu prüfen gewesen wäre, ist die allerdings nur auf hocherregbare Schenkelnerven wirksame Anlage mit der kleinsten Oberfläche, womit ein unverletzter Nerv den Muskel überhaupt berühren kann. Zu meinem Erstaunen sah ich ziemlich kräftige secundäre Zuckung an Präparaten auftreten, deren Nerv mit dem Gipfel einer einfachen oder gedrillten Schlinge sanft gegen die Innenfläche des Sartorius angelegt worden, und zwar bei jeder Art primärer Reizung. Ich habe versucht die nicht bequeme Anlage, wobei der

Nerv durch Glasfäden zu unterstützen ist, zu umgehen, indem ich denselben in der Querlage nur eine Kante des Muskels berühren, oder die Innenfläche ganz kreuzen liess, während ich in dieser auf die S. 8 erwähnte Weise nur eine Contraktionsfurche erzeugte; ich habe aber keinen Erfolg davon gesehen. Unwirksam blieb der Muskel auch auf Nerven, die mit ihrem Querschnitte an die Innenfläche oder auf den Muskelquerschnitt geklebt worden.

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass sehr erregbare Nerven dem Muskel nicht direct angelegt werden dürfen, wenn damit über besondere erregende Wirksamkeit der Combination verschiedener Punkte einer Muskelfaser entschieden werden soll. Zur indirecten Ableitung, die hier also nöthig wird, waren die bekannten Mittel, Thon, Papierbäusche oder Baumwollfäden mit Salzwasser getränkt, zu verwenden, aber ich habe bei keiner Anlegungsweise, weder bei grosser noch bei kleiner Spannweite, weder mit, noch ohne Benutzung des einen Muskelquerschnittes Erfolge an den Nerven gesehen, die das andere Ende der Leiter in der verschiedensten Weise überbrückten; sehr erregbare Nerven, welche ich mit ihrem Querschnitte die Muskelfläche, mit einer Stelle des Verlaufes die schmale Sehne des Sartorius, woran derselbe hing, berühren liess, blieben ebenfalls unerregt, wenn der Muskel zuckte.

Da die Wirksamkeit der Querlage des Nerven zu der Vermuthung leitete, dass die elektrischen Vorgänge, worauf der secundäre Erfolg beruht, in jeder Muskelfaser auf äusserst kurze Strecken, also nur auf einen kleinen Theil der nach *Bernstein* bis 12 mm. langen Erregungswelle jeweils zusammengedrängt seien, so versuchte ich die Fusspunkte der Ableitungen so nahe wie möglich auf der Länge des Muskels zusammenzubringen. Hierzu waren feine amalgamirte Zinkdrähte, deren Polarisation nicht allzusehr zu fürchten war, das geeignetste Mittel, und ich habe wirklich in einigen Fällen damit Erfolge erzielt, als ich ein

Paar dieser, dem Muskel quer angelegten, unter sich parallelen Leiter, die sich fast berührten, in einiger Entfernung davon etwa um 5 mm. auseinander bog und den Nerven hier auflegte. Unter den vielen und sehr variirten Versuchen dieser Art habe ich aber so viele Misserfolge zu verzeichnen, dass ich den erfolgreichen kein entscheidendes Gewicht beilegen darf. Vermehrung der Ableitungen von 2 auf 3, wozu die Ueberlegung, dass die Schwankungswelle als eine jederseits von einer positiven Zone begrenzte, fortschreitende negative Strecke zu betrachten sei, aufforderte, hatte keine günstigeren Erfolge.

Nach dem Ausfalle der eben genannten Versuche blieb zum Beweise des Zusammenhanges der secundären Wirkung mit der elektrischen Schwankung der Erregungswelle des Muskels nichts übrig, als zu zeigen, dass die mit dem secundären Nerven belegte Stelle nicht in demselben Augenblicke zu wirken beginnt, in welchem der primäre Reiz den Muskel an einer andern entfernten Stelle trifft, sondern um so viel später, als die Schwankungswelle Zeit braucht, um vom Ursprungsorte an den abgeleiteten zu gelangen. Zu dem Ende waren die von einem direkt und local gereizten Sartorius erhaltenen secundären Zuckungen graphisch aufzunehmen. Ich habe zunächst die unter den hier in Betracht kommenden Bedingungen zu erhaltenden Zeichnungen einer Prüfung unterzogen, indem ich die Gastrocnemien mit dem gewöhnlichen myographischen Hebelwerke auf die Trommel des *Ludwig*'schen, von *Baltzar* und *Schmidt* gelieferten Kymographions, auf welcher bei dem stets benutzten schnellsten Gange 10 mm. $^{13}/_{100}$ Sec. entsprachen, schreiben liess.

Es zeigte sich sogleich, dass die secundären Zuckungscurven nach Höhe, Länge und Gestalt abhängig sind von der Anlegungsweise des Nerven, und von der Art und Weise, wie die Sartoriusreizung ausgeführt wird. Höhe und Länge hängen im Allgemeinen

ab von der Länge der den Muskel berührenden Nervenstrecke und von der Energie der primären Reizung oder der primären Zuckung, während die Form der Curven bedingt wird durch die zeitliche Entwicklung und Ausbreitung des Reizes an der unmittelbar in Anspruch genommenen Muskelstrecke. Wird das Sartoriusende von einem mit grosser Geschwindigkeit winkelrecht mit der Scheere geführten Querschnitte getroffen, so gleichen die Curven ebenso den von einer Stelle des Nerven aus durch einen mässigen Inductionsschlag erzeugten, wie wenn der so entstandene Muskelquerschnitt rasch mit HCl von 2—5 p. m. oder mit verdünnter NaCl-Lösung benetzt wird, gleichviel ob der Nerv lang oder kurz, gradlinig parallel, in Schlingen, einfach quer oder in Gestalt eines Ringes mit dem Muskel in Berührung gebracht worden; dagegen haben die Curven Zeichen der Superposition oder tetanischen Charakter, wenn der Scheerenschnitt langsam würgend, ungleichmäßig ausfällt oder wenn schiefe Schnitte nicht mit grösster Geschwindigkeit von erregenden Flüssigkeiten benetzt werden.

Fig. 1 stellt von *b*—*e* und von *f*—*h* die von den beiden Sartorien eines sehr grossen, stark mit Curare vergifteten Frosches mittelst desselben Gastrocnemius eines andern mittelgrossen Frosches, in rascher Folge geschriebenen, secundären Zuckungen dar, bei denen es jedesmal gelang, sowohl die mechanische Reizung durch Schneiden mit der erforderlichen, übrigens leicht zu erlernenden, Regelmässigkeit und Geschwindigkeit und die Benetzung des Querschnittes in der richtigen Weise plötzlich auszuführen. Die Belastung des Gastrocnemius betrug, wie bei allen späteren Versuchen, 10 grm. Die Curven *a* — *c* sind erhalten, während der Nerv dem (im Hängen) obern Drittheil des Muskels parallel anlag, *d* — *h* bei einer Anlage mit so vielen und so langen Schlingen, als es die Länge des Nerven und die des jeweils verfügbar gebliebenen Sartoriusstückes gestattete. Nur bei *a* lieferte ein

Inductionsschlag von Electroden, die dem Muskel unter dem Nerven angelegt worden, den Reiz: die Zuckung ist also keine secundäre und bildet nur zur Vergleichung den Anfang. Bei *b*, *d*, *f*, *h* bestand der primäre Reiz in dem Scheerenschnitte; bei *c*, *e*, *g* in Benetzung des Muskelquerschnittes mit HCl von 0,5 pCt. Die mächtigere Wirkung von dem mit grösserer Länge in Schlingen angelegten Nerven zeigt sich besonders von *f* an, wo der zweite Sartorius sogleich mit seiner vollen Länge zur Verwendung kam. Eine superponirte Curve, nur durch zu langsames Schneiden am Sartorius erhalten, während der Nerv einfach quer, als Ring um ihn geschlungen war, zeigt Fig. 1 *i*; für weitere, der letzteren ähnliche Curven sind Fig. 2 *a*, Fig. 6 *a* und *d* zu vergleichen.

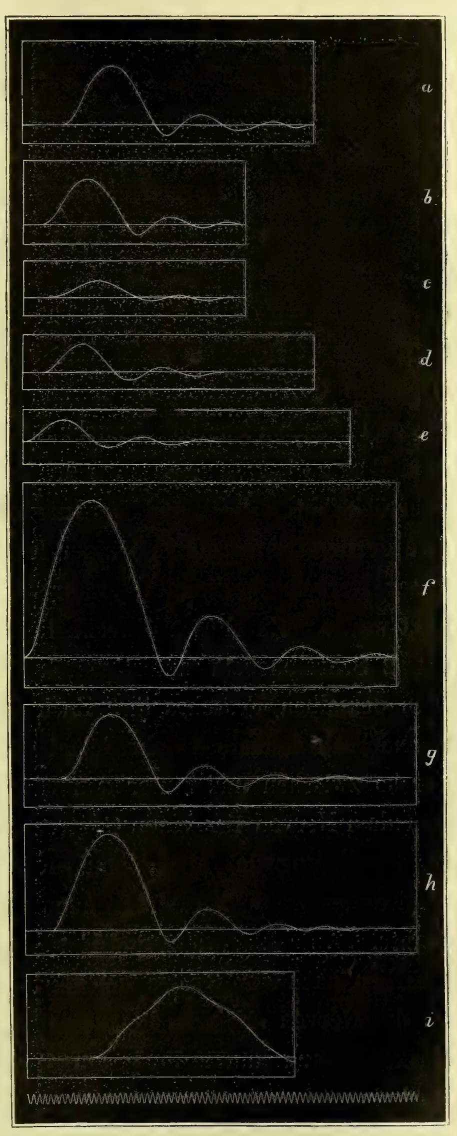


Fig. 1.

Um die Zeit der secundären Erregung nach derjenigen der primären eines entfernten Muskelortes zu bestimmen, schien es

nichts Einfacheres zu geben, als mittelst der bekannten Methode von *Helmholtz* den Augenblick eines den Nerven, da, wo er am Muskel lag, direkt treffenden Inductionsschlages zu markiren und die Zeit bis zum Beginne der secundären Zuckung zu messen, wenn der electrische Reiz das Muskelende traf. Dieses Verfahren, das zugleich Aufschluss darüber versprach, welcher Abschnitt der myoelectrischen Schwankungswelle als der erregende anzusehen sei, erwies sich leider als unausführbar, da die Localisation der electrischen Reizung hier, wo einigermaassen kräftige secundäre Zuckungen beabsichtigt wurden, so unzuverlässig ist, dass ich durch einige am *Helmholtz*'schen sowohl, wie am Federmyographion begonnene Versuche nur auf's Neue überzeugt wurde von der bereits erörterten Schwierigkeit, die secundäre Wirkung direkt elektrisch erregter Muskeln überhaupt nachzuweisen. Ich hatte daher den andern Weg zu betreten, dass ich den Augenblick der Muskelreizung unberücksichtigt liess und das Intervall zwischen den Erregungen zweier dem Sartorius in einiger Entfernung von einander angelegter Nerven bestimmte, während an einem Muskelende gereizt wurde. Zu diesem Zwecke liess ich ein Doppelmyographion mit 2 Schreibhebeln anfertigen, mittelst welcher 2 Gastrocnemien desselben Frosches ihre Zuckungen nahe über- und nebeneinander auf derselben Schreibfläche verzeichneten. Der Sartorius war so zwischen und hinter den Gastrocnemien aufgehängt, dass man dem Nerven des einen Gastrocnemius noch vor dem Anfange der Zuspitzung des Muskelbandes, den des anderen dem Querschnitte des breiten herabhängenden Endes benachbart anschmiegen konnte. Anlegungsweise und Entfernung der Nerven hatten sich natürlich nach der Grösse der Sartorien zu richten; selbst wenn ich die Nerven mit dem Plexus sacralis in Ringform quer um den Muskel schlang, durfte ihr gegenseitiger Abstand bei den grössten Muskeln höchstens 16 mm. betragen, um ein für mehrere Reizungen genügendes Sartoriusstück frei zu lassen. Die Abstände der an-

gelegten Nervenstrecken von den Gastrocnemien wurden möglichst gleich gemacht, indess kam es darauf bei der mässigen, für die ganze Einrichtung nur anwendbaren Geschwindigkeit der Schreibfläche um so weniger an, als die Einflusslosigkeit etwaiger Differenzen dieser Art durch einige vorgängige, direkte electrische Reizungen der am Sartorius bereits anliegenden Nervenstrecken immer leicht zu erweisen war. Ausserdem ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungswelle im ganz frischen Muskel gross genug um in manchen Fällen, wo kaum 10 mm. lange Muskelstrecken zur Verfügung standen und Differenzen von $^{1}/_{300}$ Secunde oder weniger zu erwarten waren, nur unmessbare Verspätungen der einen secundären Zuckung zuzulassen. Zur Verstärkung der secundären Effecte ist im allgemeinen die Vergiftung mit Curare anzurathen, nöthig war dieselbe aber nicht, da es sich bei fast allen Versuchen um primäre Erregungen im Gebiete des nervenlosen Sartoriusabschnittes handelte und da es aus den Erfahrungen *Aeby*'s und *Hermann*'s bekannt ist, dass man den Gang der Muskelwelle auch an nicht entnervten Muskeln messen kann. Da die quere oder ringförmige Anlage der Nerven im Winter sowohl, wie in der heissen Jahreszeit öfter dem secundären Erfolge ungünstig ist, empfiehlt sich für weniger erregbare Präparate die Anlage mit kurzen, an beiden Nerven möglichst gleich zu formenden Windungen auf der inneren Sartoriusfläche.

Die ausgeführten Versuche sind im Wesentlichen durch die folgenden Holzschnitte wiedergegeben. Fig. 2 bezieht sich auf secundäre Zuckungen von einem sehr grossen, stark curaresirten Sartorius, mit ringförmig angelegten, 16 mm. von einander entfernten Nerven. Die beiden Senkrechten geben die Entfernung der Zeichenstifte der beiden Gastrocnemien an. Die oberen Curven entsprechen den dem Muskelquerschnitte näheren Nerven, dessen Gastrocnemius am weitesten nach links schrieb; das bei *a* abgebildete Curvenpaar wurde erhalten durch einen Scheeren-

schnitt, das von *b* durch Benetzung des Muskelquerschnittes mit HCl von 2 p. m. Wie man sieht ist die untere Curve in *a*, obwohl dem entfernteren Nerven angehörig, die höhere und für eine einfache Zuckung zu lang, was von der noch zu langsam ausgefallenen Schnittführung bedingt sein dürfte, deren Erfolgen der

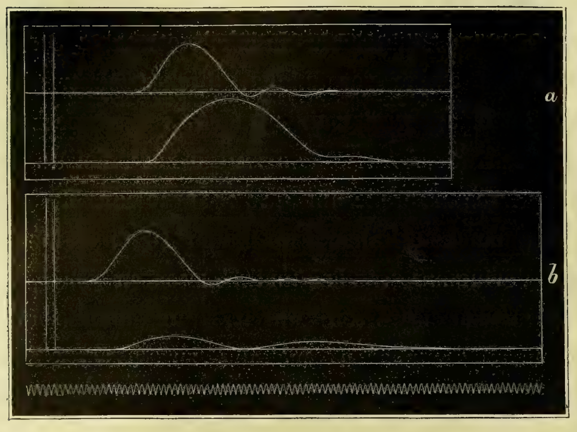


Fig. 2.

andere schwächer reagirende Nerv nicht in allen Einzelheiten in gleichem Maasse nachzukommen vermochte; geringe Verspätung der mächtigeren Zuckung ist gleichwohl bemerkbar. Die Curven von *b*, mit dem hinsichtlich der Plötzlichkeit sichereren Säurereize erhalten, zeigen die von dem vom Reizorte entfernteren Nerven herrührenden Zuckungen zwar erheblich schwächer, aber doch um so viel (mehr als $^{2}/_{100}$ Secunden) später beginnend, dass die Differenz hauptsächlich der Leitungszeit der Schwankungswelle im Muskel zugeschrieben werden kann.

Die folgenden Figuren mögen weiter die Verspätung der zweiten secundären Zuckung unter verschiedenen Umständen und auch da erläutern, wo die Reaction des am spätesten betroffenen Nerven die kräftigere war.

Fig. 3. Unvergifteter, mittelgrosser Sartorius; Nerven in kurzen Querschlingen 12 mm. von einander entfernt aufgelegt. Die oberen Curven entsprechen dem Nerven, der dem Muskelquerschnitte am nächsten liegt. *a*, bei electrischer Reizung der auf dem Muskel bereits befestigten Nerven erhaltene, nicht secun-

däre Zuckungen; *b* secundäre Zuckungen, erhalten durch einen raschen, wohlgelungenen Querschnitt des Sartorius. Verspätung der zweiten Zuckung = $^{2}/_{100}$ Secunden.

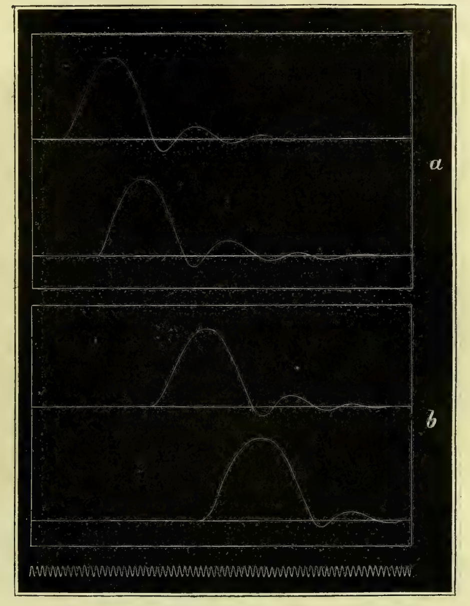


Fig. 3.

Fig. 4. Grosser, mit Curare vergifteter Sartorius. Entfernung der beiden Nerven = 15 mm. Alles Uebrige wie in Fig. 3. Der eine Gastrocnemius neigt etwas zur Contraktur. Verspätung der zweiten Zuckung wenigstens = $^{5}/_{100}$ Secunden.

Fig. 5. Bedingungen, wie bei Fig. 3 und 4. Mit Curare vergifteter Sartorius. Entfernung der Nerven = 10 mm. *b* und *c* secundäre Zuckungen durch Schnittreiz erhalten. Die Zuckungen des zuerst betroffenen, oben schreibenden Gastrocnemius zeigen auf zu langsame Schnittführung deutende Formen.

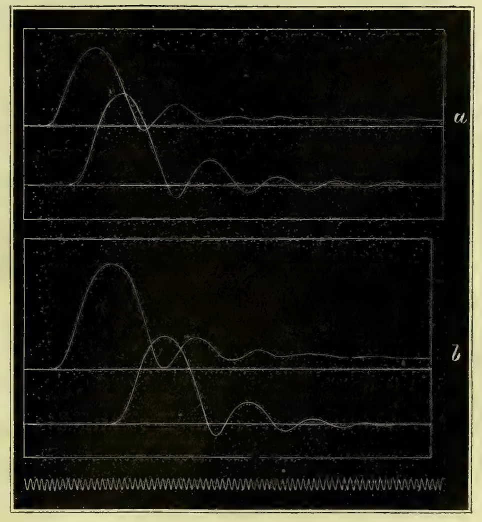


Fig. 4.

Grösste Verspätung der zweiten secundären Zuckung wenigstens = $^{4}/_{100}$ Secunden.

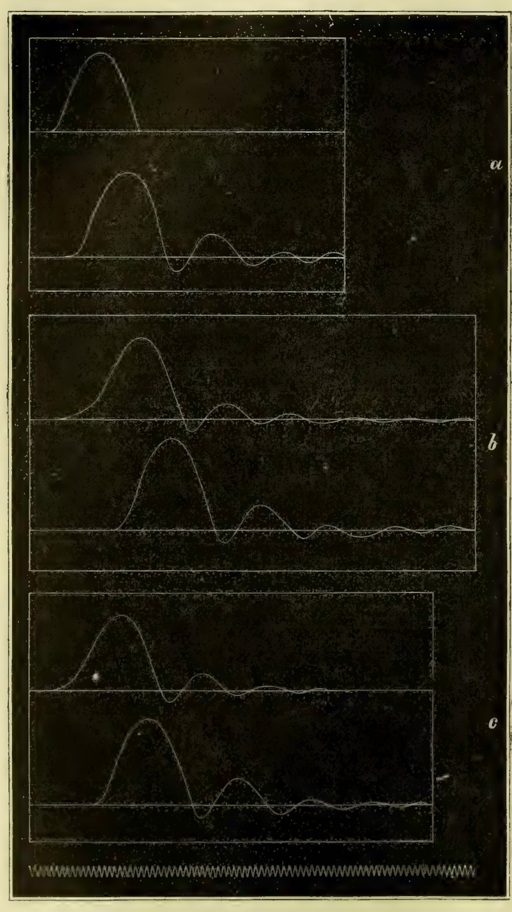


Fig. 5.

Fig. 6. Die Entfernung der Schreibstifte ist vor den Curven durch senkrechte Autographe angegeben. Die oberen Curven gehören ausnahmsweise dem vom Sartoriusquerschnitte am entferntesten gelegenen Nerven an. Grosse, unvergiftete Sartorien; Nervenanlage in Querringen, deren Entfernung = 12 mm. Der Schreibstift des oberen Muskels beginnt am weitesten nach rechts. *a* Schnittreiz, *b* Benetzung mit HCl von 2 p. m. Von *c* bis *e* dienten dieselben secundären Präparate, während ihnen der andere Sartorius des Frosches in gleicher Weise, wie vorher angelegt wurde. *c* auf Schnittreiz, *d* und *e* auf Benetzung mit HCl erhalten. Auf diese letzteren mag wegen der abnormen Länge und wegen der bedeutenden Höhendifferenzen der Curven weniger Gewicht zu legen sein, ebenso wenig vielleicht auf die untere Curve von *a*;

dagegen stellen die Curven von *b* einen ungewöhnlich gut ausgefallenen Versuch dar, insofern die verspätete secundäre Zuckung die kräftigere ist und beide Zuckungen durch Erregung eines durch Säure erregten, offenbar winkelrechten Sartoriusquerschnittes hervorgerufen wurden. Die Verspätung beträgt hier zwischen $^2/_{100}$ und $^3/_{100}$ Secunden.

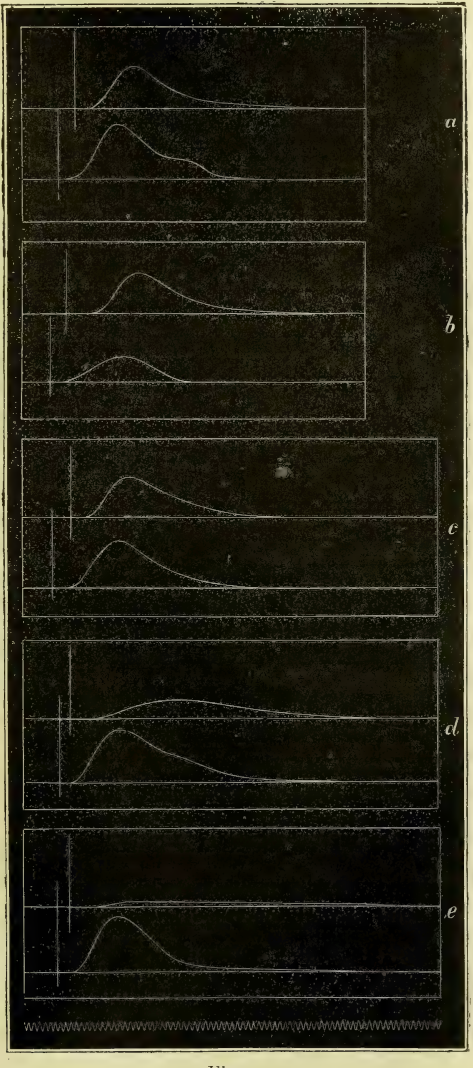


Fig. 6.

Fig. 7. Curaresirter Sartorius. Die Nerven mit einer je 5 mm. betragenden Strecke möglichst der Mittellinie des Sartorius, parallel zu dieser und so angelegt, dass sie ohne Querlage, schwach gespannt sogleich in Winkel abbiegen. Entfernung der Abbiegestellen von einander = 10 mm.; *a* durch electrische Reizung beider Nerven am Muskel erhaltene, nicht secundäre Zuckungen, *b* und *c* durch Benetzung des Sartoriusquerschnittes mit HCl von 0,5 pCt. hervorgerufene secundäre Zuckungen. Die Verspätung der den oberen Curven ent-

sprechenden secundären Zuckung ist hier äusserst gering und kaum messbar.

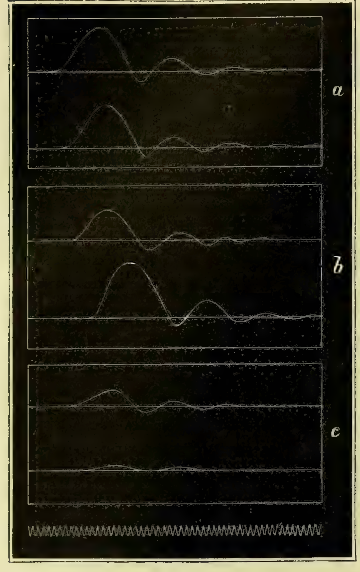


Fig. 7.

Nach den vorstehenden Beobachtungen pflanzt sich der die sec. Zuckung erzeugende Vorgang in der Muskelfaser im ungünstigsten Falle mit der Geschwindigkeit von 25 Ctm. in 1 Secunde, also äusserst langsam, in andern Fällen so rasch fort, dass das angewendete Verfahren, welches Geschwindigkeiten von etwa 2 Met. pr. Sec. noch zu erkennen gestattete, die Bestimmung nicht zuliess. Schon aus den ersten Angaben *Bernstein*'s ging hervor, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der electrischen Schwankungswelle im Muskel eine äusserst wechselnde sei und an ausgeschnittenen Muskeln viel schneller abnehme, als man nach anderen, namentlich den Erregbarkeitsänderungen entnommenen Zeichen hätte vermuthen können. Unsere Versuche scheinen dieses aufs Neue zu belegen, ich vermag aber den Verdacht nicht zu unterdrücken, dass unter den gefundenen unerwartet geringen Geschwindigkeiten electrische Vorgänge verborgen liegen, die den bisherigen Untersuchungsweisen bis jetzt entgehen mussten. Ist aus dem Verlaufe der Contraktionswelle irgend Etwas für den von Schwankungswellen zu schliessen, so wäre hier auf die bekannten, mit dem Auge wegen ihrer Langsamkeit leicht zu verfolgenden Contraktionswellen zu verweisen, die man fast an jedem, auch an dem frischesten Froschmuskel, namentlich an dem nach Entfernung des Sartorius aufgedeckten M. adductor magnus

sofort auf Berührung mit einer Nadelspitze in Gestalt zierlicher, in der Länge der Muskelfasern fortschreitender Knötchen ablaufen sieht.

Bei der in manchen Beziehungen nicht zu verschmähenden Ueberlegenheit des physiologischen Rheoskops gegenüber den galvanometrischen Mitteln, welche letzteren unter Zuziehung des Rheotoms unsere heutige Kenntniss des Verlaufes und der Form der Schwankungswelle geschaffen haben, sind Details in der Curve, auf welcher die secundäre Wirkung beruhen könnte, von gegenwärtig gänzlich unbekannter Art, keineswegs ausgeschlossen. Man denke nur an die Aussagen der Boussole über den Tetanus und an den secundären Tetanus, um in das Lob, welches *du Bois-Reymond* dem Nervmuskelpräparate vor vielen Jahren spendete, heute noch ebenso einzustimmen, wie damals. Wenn aber wirklich die Schwankungswelle uns vollkommen vor Augen liegen sollte, so bleibt immer noch festzustellen, ob nicht nur ein Abschnitt derselben und welcher dann die sec. Erregung auf sich zu nehmen habe? Am geeignetsten scheint dazu zunächst der vordere, weil er der steilste ist, es könnte aber sein, dass diejenige Stelle der Muskelfaser, welche die zur electromotorischen Ruhe übergehende hinter sich und vor sich die abnehmende Erregung hat, geeigneter zu einer Wirkung nach aussen wäre, als die die ruhende vor sich und die Abnahme hinter sich führende. Ein sehr kurzes Stück der Welle scheint es überhaupt nur zu sein, welches den angelegten Nerven erregt, wenn wir nicht annehmen wollen, dass diese Reizung, statt wie gewöhnlich zwei Punkte im Nerven gleichzeitig mit verschiedener electrischer Spannung zu versehen, in zeitlichem Wechsel der Spannungen nach kurzem Intervalle an demselben Punkte bestehe, wozu die Langsamkeit des Verlaufes der myoelectrischen Schwankung gewiss nicht einladet. Nur sehr genaue zeitmessende Versuche werden über diese schwierige Frage entscheiden, einst-

weilen liegt aber in der Erfahrung, dass Nerven secundär erregt werden, welche den Muskel in der kleinsten möglichen Fläche berühren, eine starke Aufforderung, den erregenden Abschnitt der Schwankungswelle auf ihrer einen oder anderen Hälfte zu suchen, da die erwiesene Unmöglichkeit jene Erfolge vom Nervenquerschnitte her zu erzielen und die mitgetheilten zeitlichen Beziehungen der sec. Wirkung zu localisirten electromotorischen Vorgängen im Muskel die Annahme unipolarer Entladungen vollkommen ausschliessen. Hinsichtlich des letzteren Punktes könnte freilich die sec. Zuckung vom Sartoriusquerschnitte aus den günstigsten Verdacht erwecken, ich glaube die merkwürdige Thatsache aber später anders und zusagender aufklären zu können.

Wie schon erwähnt, ist nichts geeigneter, einen den Muskel rechtwinklig kreuzenden Nerven zu erregen, als die Begegnung zweier in derselben Entfernung von der Belegstelle entstandener Wellen an diesem Orte. Die Mächtigkeit der Wirkung fällt ohne Weiteres ins Auge und es würde sich verlohnen sie an der Leistung des sec. Muskels messend zu prüfen, wozu ich nur desshalb noch nicht gelangt bin, weil mich ein auffallender Mangel oder die Schwäche der Wirkung zu beiden Seiten jenes Ortes noch mehr fesselten. Ich belegte den First eines grossen curaresirten, über ein sehr feines Glasbajonett mit beiden Enden herabhängenden Sartorius mit einem Nerven und legte jederseits noch 2 Nerven parallel dazu in etwa gleicher Entfernung von den Querschnitten und dem Firste an; als ich den Doppelquerschnitt in verdünnte Säure tauchte, sah ich den mittleren Schenkel heftig zucken, die beiden andern in Ruhe bleiben. Da mir zunächst Verdacht gegen die Zuverlässigkeit der Schenkel kam, vertauschte ich die Präparate, indem ich die vorige Symmetrie der Anlage auf dem durch neue Querschnitte verkürzten Sartorius wiederherstellte, aber ich erhielt dasselbe Resultat oder so unbedeutende

Zuckungen der Seitenschenkel, wie sie bei Reizung nur eines der Sartoriusquerschnitte nicht auftraten. Trotz aller Vorzüge des Verfahrens im Vergleiche zu dem schwer zu localisirenden, auf electrischer Reizung beruhenden, habe ich zur weiteren Verfolgung der Sache doch von letzterem Gebrauch machen müssen, weil die hier allein brauchbaren Sartorien sehr grosser Frösche durch die nothwendigen Controlversuche, welche jedesmal neue Querschnitte erheischen, zu bald verbraucht sind und überdies häufig nur einen Versuch gestatten, weil die Säure zwischen den aufeinander klappenden Muskelflächen emporkriecht. Zuweilen fahren die hängenden Muskelenden freilich sehr zierlich, wie die Goldblättchen eines Electroskopes, auseinander, man hat es aber nicht in der Gewalt, diese Contraktionsweise häufig genug zu erhalten. Die electrische Reizung erfordert hier eine Einrichtung zur sicheren Anlage der Electroden. Der Apparat besteht in einem horizontal oder vertical fixirbaren Glasstabe, um welchen der Sartorius ohne stärkere Spannung ringförmig geschlungen wird, der zugleich Träger der Electroden ist, die den Schluss des Muskelringes herstellen und befestigen. Eine der Elektroden besteht in einer Klemme, deren Wangen mit amalgamirten Zinkplättchen bekleidet sind, während die andere nur ein solches Plättchen darstellt. An das letztere wird der an seinen beiden Sehnenenden gefasste Sartorius mit feinem Seidenfaden angebunden, so dass das Zink mit beiden Flächen die Aussenfläche des Muskels berührt. Schiebt man nun die Klemme der anderen Doppelelectrode über und presst deren Zinkwangen mittelst eines Schräubchens leise gegen die nach aussen gekehrten Innenflächen des Muskels, so liegt jedes Ende des Sartorius zwischen je 2 stromzuführenden Zinken und zwar so, dass der Strom quer durch die Muskelfasern und beiderseits mit gleicher Richtung durch sie von innen nach aussen oder umgekehrt geht. Der Muskel liegt dabei gut fixirt auf dem Glasstabe, wo er nach Belieben mit senkrecht zu seinen

Fasern verlaufenden Nerven der sec. Präparate zu belegen ist. Ob der primäre Reiz wirksam sei, ist schon desshalb gut zu sehen, weil der Muskel nur schwach gespannt sein darf; man bemerkt es aber schon aus der Entfernung oder unter Umständen, wo fibrilläre Unregelmässigkeiten nicht zu erkennen oder wenn diese überhaupt nicht vorhanden sind und der Muskel selbst mehr gespannt sein sollte, als zulässig ist, an dem eigenthümlichen opalisirenden oder weisslichen Ansehen, auf das mich mein Freund Dr. *A. Ewald* zuerst aufmerksam machte, welches mit der Contraktion kommt und vergeht. An diesem Muskelringe fällt nun wieder die sec. Erregung von der Mitte, also der gereizten Schlussstelle des Ringes gegenüber, immer am heftigsten aus, während die zwischen dem Aequator und den Enden gelegenen Muskelstellen weniger oder garnicht wirksam sind, wie es scheint, am wenigsten im gleichen Abstande vom Aequator und den Enden. Ich habe dieses Verhalten am ausgeprägtesten beim Tetanisiren des Muskels, aber auch recht bemerkbar bei Einzelreizungen mit Oeffnungsschlägen des Inductoriums gefunden. Genauere Versuche stossen auch hier leider auf grosse Schwierigkeiten, da Stromschleifen überhaupt und in der Nähe der Enden besonders zu fürchten sind, doch habe ich mich so vielfach von der Regelmässigkeit der Erscheinung und von ihrer Unabhängigkeit von Erregbarkeitsdifferenzen der Nervenmuskelpräparate überzeugen können, dass ich es wagen durfte, sie bekannt zu machen.

Ohne Zweifel handelt es sich hier um Vorgänge, die mit vollem Rechte als interferirende zu bezeichnen sind, wie ich es um so unbefangener aussprechen darf, als der Entdecker der Erregungswelle bereits kein Bedenken trug, Aehnliches für Phänomene ganz andrer Ordnung anzunehmen. *Bernstein*'s „Anfangszuckungen“ bei sehr rasch aufeinander folgenden Reizen sind zwar in letzterer Zeit etwas zur Seite geschoben, es hiesse aber, meine ich, an einem fundamentalen Phänomene vorübergehen,

wenn man glauben wollte, dass die Acten darüber durch *Kronecker's* an sich sehr wichtige Versuche über Tetani höchster Reizfrequenz schon geschlossen seien. Im Anschlusse an jenes Versagen des Tetanus bei gewisser, nicht einmal sehr hoher Reizfrequenz, würden Interferenzen der Erregungswellen in einer von beiden Enden her gleichzeitig erregten Muskelfaser etwas so Unverständliches nicht sein, die hier mitgetheilten Befunde enthalten aber eine Thatsache, welche zunächst nicht genau unter jene Auffassung zu fallen scheint, und es liegt dieselbe in dem bei Einzelreizen ebenso gefundenen Verhalten der Muskelstellen bezüglich ihrer sec. Wirksamkeit. Wie mir scheint, schliesst dies vor Allem die Annahme aus, dass der Anfangstheil der Schwankungswelle nach aussen wirke, denn wie wollte man sich Interferenzen an einer Muskelstelle vorstellen, wo von der am anderen Ende entstandenen Welle noch gar nichts angelangt sein kann? Verlegt man dagegen die sec. Wirksamkeit in einen hinteren Abschnitt der Schwankungswelle, so kann bei der bekannten Länge derselben, in den kurzen Muskelfasern, über die wir hier nur verfügen, recht gut der Anfang einer entgegengesetzt gerichteten in Strecken des ersteren fallen und dessen Effecte an den unwirksam gefundenen Orten vernichten. Wo endlich die beiden erregenden Wellenabschnitte aufeinander fallen, gehört die verstärkte Wirkung nicht ins Gebiet des Unverständlichen.

2. Matteucci's secundäre Zuckung.

Als *Matteucci*'sche Zuckung mag kurz die secundäre benannt werden, welche durch indirekte primäre Reizung, also von einem Muskel erhalten wird, dessen Nerv erregt worden. Auf demselben Wege ist bekanntlich nach *du Bois-Reymond*'s Beobachtungen auch secundärer Tetanus, von welchem hier ebenfalls die Rede sein wird, zu erzielen. Ich muss dazu die Bemerkung vorausschicken, dass nur electrischer und mechanischer Reiz in rascher Folge angewendet, diesen Tetanus hervorbringen und dass ich diese

Reize wegen der gebräuchlicheren Art ihrer Herstellung, sowie den damit erzeugten Tetanus gelegentlich als „rhythmisch“ bezeichne.

Die *Matteucci*'sche Zuckung ist es, welche vor einiger Zeit wieder in den Verdacht gekommen, entweder gar nicht oder nicht ausschliesslich von der electrischen Schwankungswelle des Muskels, sondern ganz oder theilweise von Entladungen am intramuskulären Nerven herzurühren. Seit *du Bois-Reymond* auch vom blossen Nerven secundäre Wirkung erhalten, ist bis auf den heutigen Tag die Vorstellung einer Art Querleitung oder erregenden Induction[1]) von Nerv zu Nerv nicht völlig aus der Physiologie gewichen; da wir aber wissen, dass kein anderer Reiz als der electrische, vor Allem kein vitaler, die von *du Bois-Reymond* selbst als „paradox“ bezeichnete Zuckung veranlasst, durfte die hinter *Matteucci*'s Zuckung vermuthete Entladung nicht an die gewöhnlichen interlemmalen Nervenfasern, sondern nur an die von mir entdeckten hypolemmalen, oder an die motorische Nervenendigung anknüpfen. Anhänger dieser Auffassung konnte gewiss kein Vorwurf treffen, da soeben noch zwei gewichtige, unwiderlegte Angaben existirten, welche die Betheiligung des Muskels an der *Matteucci*'schen Zuckung so gut wie ganz in Frage stellten, während keine Thatsachen entgegenstanden, die sich mit der Annahme einer ausschliesslichen Endplattenwirkung in entscheidendem Widerspruche befunden hätten. Dass Muskeln indirekt gereizt auch fibrillär zucken können, war hier von gar keinem Belang, da jene auf die secundäre Wirkung gemünzte allgemeine Entladungshypothese nicht Erregung benachbarter Muskelfasern, deren electrische Erregbarkeit verhältnissmässig gering ist, sondern von Nervenfasern fordert, und da man schon lange weiss, dass intermuskulare Nerven dazu, aus unbekannten Gründen freilich, aber sicherlich nicht so geeignet sind, wie extramuskulare Ner-

[1]) Vergl. *Hoppe-Seyler*. Physiol. Chem. III. S. 544.

venstämme. Der einen Angabe, dass die direkt erregte Muskelwelle ungeeignet zu secundärer Wirkung sei, wurde vorhin ein Ende gemacht, und ich glaube, dass auch die andere sammt allen Vermuthungen, die sich daran knüpfen liessen, vor gründlicher Nachprüfung nicht besteht. Es ist dies die gelegentlich von *Marmé* und *Moleschott*[1]) erwähnte Beobachtung, dass secundäre Zuckung zuweilen auftrete ohne primäre. Man begreift, wie jene Forscher dazu gekommen, als sie sehen wollten, wie viele Schenkel hintereinander angeordnet, nach Reizung des Nerven am ersten Präparate zucken würden, denn die Zuckungen höherer Ordnung werden einestheils wohl der Reihe nach schwächer und schliesslich so schwach, dass der Fortgang in der Regel am fünften bis sechsten Schenkel eine entscheidende Grenze findet, anderntheils aber vermindern sie sich nicht in so strenger Folge, dass nicht gelegentlich ein schwach bewegter Schenkel zwischen zwei heftig schlagenden gesehen würde. Ich weiss aus eigener Erfahrung zu gut, dass es einer Anzahl von Mitbeobachtern bedarf, von welchen Jeder möglichst nur einen Schenkel aufs Korn zu nehmen hat, wenn man sich nicht stark über das Verhalten der Reihe irren will, und ich habe zu oft bemerkt, dass ein Schenkel, durch den der Vorgang fortlief, scheinbar in Ruhe blieb, während doch einige seiner Muskeln, die der folgende Nerv berührte, gezuckt hatten. Schliesst man solche Täuschungen aus, indem man statt des vielmuskeligen Schenkelpräparates nur den Gastrocnemius nimmt, so wird man bei keinem Grade irgend welcher Reizung secundäre Wirkung von ihm ausgehen sehen, wenn er sich nicht selber sichtlich regt.

Somit wäre denn jeder Grund beseitigt, die secundäre Wirkung eines Muskels, dessen Nerv gereizt worden, nur seiner Nervenendigung zuzuschreiben und wir gelangen an die Frage,

---

[1]) Vergl. *Moleschott*'s Unters. u. s. w. Bd. I. 1.

ob die letztere daran ausser der Muskelsubstanz überhaupt noch nachweislich betheiligt sei. Der zum grössten Theile hinreichend regelmässig gebaute Sartorius mit seinen nervenlosen Enden ist auch für die *Matteucci*'sche Zuckung ein so vortreffliches Object, dass er hier am besten lehren konnte, ob dieselbe der vermutheten Mitwirkung von Nervenendigungen bedürfe. Man kann die Reizung am Plex. sacr. vornehmen, nachdem der Muskel vom Oberschenkel mit Ausnahme der Eintrittsstelle seines Nerven abpräparirt und an seinen Enden fixirt worden, wobei der Nerv vor dem Vertrocknen durch die natürliche Umgebung geschützt bleibt, ich finde es aber besser und weniger zeitraubend das Präparat in der früher von mir angegebenen Weise vollständig zu isoliren, und rathe diese Jedem an, der die kleine, arg überschätzte Geschicklichkeit besitzt, damit in etwa zwei Minuten fertig zu werden. Die sogenannte Reizrinne, welche ich früher zur electrischen Behandlung des Sartoriusnerven herstellte, fertigte mir jetzt Herr Mechaniker *Zimmermann* hier in so zweckmässiger Form an, dass ich keine Schwierigkeiten finde, mit dem Präparate fast so bequem und lange zu hantieren, wie mit der gewöhnlichen Nerv-Schenkelzurichtung. Die ersten Versuche an dem Sartorius werden zweckmässig vor Anlegung eines Querschnittes angestellt, indem man die Symphyse und die spitze Sehne mit Elfenbeinpincetten gefasst vor dem Reizschuh, wie ich den kleinen Apparat seiner Form wegen nenne, in der Schwebe hält, ein Verfahren, das ich überhaupt befolge, um die Isolirung aller zu dem Versuche heranzuziehenden Präparate, wo irgend möglich durch die Luft zu bewerkstelligen. Ausserdem ist es für diesen Muskel eine wichtige Regel, ihn so zu fixiren, dass er selbst während der Contraktion möglichst wenig gespannt werde, da er durch nichts leichter an secundärer Wirksamkeit verliert, als durch Dehnung. Ich bemerkte nun sogleich, dass der Sartorius keine Stellen besitzt, welche die *Matteucci*'sche Zuckung nicht

gäben, und überzeugte mich, dass man den Schenkelnerven dazu in derselben Weise wie an den direkt gereizten Muskel anlegen müsse, um mehr oder minder kräftige secundäre Zuckungen zu erhalten. Vor Allem handelte es sich auch hier wieder um die Berührung möglichst langer Nervenstrecken mit möglichst grossen Faserlängen des Muskels und zwar so, dass die Nervenschlingen verschiedenen Gruppen von Muskelfasern anlagen. Etwas weniger günstig, jedoch für die wichtigeren Versuche mehr als ausreichend, fand ich die Querlage und mittelst dieser liess sich am besten zeigen, dass die secundäre Zuckung gerade so gut von den nervenlosen Enden, wie von den mittleren Regionen zu erhalten sei. Man braucht sich nicht zu scheuen den Nerven fast an die Sehne zu rücken, denn wenn der Muskel dort nur schonend behandelt worden, erhält man von der letzten, vernünftiger Weise noch benutzbaren Stelle Effecte, die mit grösster Sicherheit zur Demonstration verwendbar sind. Die Reizung habe ich sowohl mit einzelnen Inductionsschlägen, wie tetanisirend ausgeführt, mit jedesmal entsprechendem secundärem Erfolge, ich muss aber hinzufügen, dass die ersten mässigen Zuckungen immer erfolglos sind, und dass nur sehr vorübergehend tetanisirt werden darf, wenn die secundäre Wirkung selbst einzelner Zuckungen nicht später ganz verloren gehen soll. So unbequem dies ist, so vortheilhaft erweist es sich um Stromschleifen und unipolare Störungen auszuschliessen, denn wenn nach erschöpfendem Tetanisiren die secundären Präparate selbst bei gesteigertem Reize in Ruhe bleiben, so stellt dies an sich den besten Controlversuch dar; mit demselben ist daher jede Versuchsreihe abzuschliessen.

Wer die *Matteucci*'schen Zuckungen am quer mit Nerven belegten Sartorius sich ansieht, wird sogleich zu der Ueberzeugung kommen, dass der frische Muskel gewiss keine durch grössere secundäre Wirksamkeit ausgezeichnete Stellen besitzt mit Ausnahme einer sehr nahe dem spitzen Ende, das man seiner ab-

weichenden Gestalt wegen bei vergleichenden Beobachtungen lieber ausschliesst, gelegenen. Um ein ungefähres Maass zu gewinnen, habe ich mich der bekannten von *Rosenthal* eingeführten Reizabstufung am Schlitteninductorium bedient, indem ich probirte, ob es schwächere primäre neuromuskuläre Contraktionen gebe, welche am nervenlosen Ende nicht oder weniger secundär wirksam seien, als an den Nerven und Nervenenden enthaltenden Theilen. Die anzulegenden Nerven wurden vorher in derselben Weise auf Gleichheit ihrer Erregbarkeit durch Feststellung des wirksamen Minimalreizes geprüft und nur solche, demselben Frosche entnommene verwendet, welche der Probe genügten. Dieselben wurden dann mit gleichen Strecken der Innenfläche des Sartorius sorgfältigst quer angeklebt, der eine auf dem breiten nervenlosen Ende, der andere an irgend welcher nervenhaltigen, dem Hilus näheren oder ferneren Stelle. Je frischer der Muskel war, um so öfter sah ich secundäre Zuckung sowohl, wie secundären Tetanus in beiden Präparaten bei demselben Rollenabstande erfolgen, oder sehr geringe Aenderungen des letzteren erforderlich, um sie überall kräftig zu erhalten und wenn grössere Unregelmässigkeiten vorkamen, fand ich diese ebenso oft zu Gunsten der Endanlage, wie umgekehrt. Jedenfalls kam durchaus Nichts vor, was dem Muskel in den Gegenden, wo er besonders reich an Nervenendigungen ist, kräftigere secundäre Wirkung zuzuschreiben erlaubte. Sind die Muskeln nicht frisch, zu lange angestrengt oder am Querschnitte unzart behandelt, so treten freilich nicht zu entwirrende Differenzen in den einzelnen Stellen auf, und es ist unzweifelhaft, dass das breite Ende dann vorzugsweise leidet, während das spitze sich entschieden am längsten gut erhält. Den ruhenden Muskelstrom und den zugehörigen Aequator berücksichtigende Anlegungen des secundären Nerven liessen auch bei Beachtung der Richtung des Nervenstromes keine bevorzugten Plätze am Muskel herausfinden, so lange dieser un-

verletzt blieb. Den regelrechten Querschnitt des Sartorius fand ich bei neuromuskulärer Erregung secundär wirksamer, als bei direkter Muskelreizung, insofern ich die secundäre Zuckung von dort her auch an Winterfröschen selten vermisste. Querschnitte der nervenreichen und nervenfreien Theile boten keine Unterschiede und alle waren besonders günstig für secundären Tetanus, was in Uebereinstimmung mit ähnlichen Angaben von *du Bois-Reymond* sein dürfte, die sich jedoch vermuthlich auf Querschnitte von weniger regelmässig gebauten Muskeln, als dem von mir verwendeten, beziehen.

Was *du Bois-Reymond* mit den *Matteucci*'schen Zuckungen vom Gastrocnemius gelang, nämlich sie eintreffen zu sehen, ohne direkte Anlage des Nerven nach Einschaltung zweier feuchter Leiter, ist zuweilen auch vom Sartorius erreichbar, und man wird es der geringen Masse dieses Muskels zuschreiben, wenn der Versuch dennoch öfter fehlschlägt. Am unverletzten Sartorius stellte ich denselben mit einer der schon beschriebenen Ableitungen zwar meist vergeblich an, und ich finde unter vielen ganz negativen nur wenige Fälle in meinen Notizen, wo einige Male hintereinander die Erregung eines auf zwei Thonröllchen gelegten Nerven gelang, deren andere Enden den Muskel diesseits und jenseits des Hilus berührten. Am besten und häufigsten ist mir die Uebertragung auffallender Weise geglückt, wenn ich die Sehnenenden auf den Thon befestigte, die Röllchen gegen einander krümmte und mit dem Nerven verband. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass hier besonders Controlen gegen Täuschungen vorgenommen wurden, welche übrigens schon darin lagen, dass der Erfolg so häufig ausblieb, als die Thone dem Hilus näher gerückt wurden. Hat der Muskel erst einen Querschnitt, so gelangt man zwar nicht constant, aber am leichtesten zum Ziele, indem man den Schnitt des breiten Endes mit Igelstacheln gegen den Thon befestigt und die zweite Leitung vor dem Hilus anlegt.

Hinsichtlich des sec. Tetanus ist das Gleiche wie von den direct erregten Sartoriuszuckungen zu bemerken: derselbe ist ausserordentlich flüchtig bei Reizen, welche in langsamer Folge schon kräftige sec. Einzelzuckungen bewirken. Dennoch glaube ich bemerkt zu haben, dass ein sec. Tetanus der vergänglichsten Art entsteht nach primären Reizen, die einzeln angewendet an der Grenze der sec. Wirksamkeit lagen, also Etwas, das auf Summation zu beziehen wäre. Wies noch erwähnt, ist *du Bois-Reymond*'s sec. Tetanus, vom Sartorius aus überhaupt von geringster Dauer und das Vermögen dazu diesem Muskel sehr leicht zu rauben. Wer es versuchen will sich an diesem Muskel von *du Bois-Reymond*'s am Gastrocnemius so leicht zu bestätigender Beobachtung, dass bis zur Ueberdehnung gesteigerte Spannung die sec. Erfolge zunächst nicht aufhebt, zu überzeugen, wird dieselbe Mühe davon haben, deren ich mich zu unterziehen hatte um einige Male den kurzdauernden Tetanus zu sehen, der sogar am noch mässig gespannten Sartorius so oft ausbleibt, obwohl der wieder entspannte Muskel später recht gut zucken und sich dauernd contrahiren kann. In letzterem Zustande hat der Sartorius jedoch bei gleich bleibendem Reize die Fähigkeit zu sec. Tetanus auch eingebüsst, während die zu sec. Einzelzuckungen noch leidlich erhalten sein kann.

Meines Erachtens gab es noch eine Ueberlegung, die weitere Versuche über electrische nach aussen übertragbare Wirkungen der im Muskel enthaltenen nervösen oder ähnlichen Organisationen nicht ganz überflüssig erscheinen liess. Man stelle sich vor, dass electrische Vorgänge an den Nervenenden umgewandelt werden in andere Processe, welche der Muskelreizung direct zu Grunde liegen: dann könnten Behandlungen der Muskelsubstanz, die sie zu den letzteren unfähig macht, eine Ableitung unverbrauchter neuroelectrischer Entladungen ermöglichen. Ausserdem erwäge man die schon von *Engelmann* nach der bekannten, von *Darwin* gegebenen Anregung geäusserte Vermu-

thung, dass überall, wo Leitung erregungsartiger Vorgänge besteht, eine der nervösen Substanzenmischung — und Anordnung, kürzer gesagt, nervöser Organisation ähnliche Einrichtung vorkomme, und erwäge dazu die in demselben Sinne entstandene Annahme, dass die isotrope Substanz des Muskels ein solcher Nerv sei. Da die Erregungswelle des Muskels der Contraktionswelle voranschreite, was *Engelmann*, ohne es zu sagen, *Bernstein* entnimmt, werden contraktile und leitende Substanz für zwar durcheinander geschichtet, aber doch für unterschieden gehalten, so dass es also Muskeln mit Erregungswellen, aber ohne Contraktionsvermögen, und solche mit dem Vermögen zu Contraktionen, welche sich nicht über die vom Reize betroffene Stelle fortpflanzen, also ohne Erregungswellen geben könnte. Für wie verfehlt ich die Ansicht halte, dass sich an der Contraktion nur eine der Substanzen oder Stoffmischungen des Muskels betheilige, so wahrscheinlich muss ich es finden, dass einem Muskel ein Theil derselben künstlich oder im Gange gewisser Entwicklungen genommen werde, so dass ein Gewebe zurückbliebe mit allen wesentlichen Eigenschaften der Leitsubstanz, aber ohne Contraktilität. Jeder absterbende Muskel lehrt umgekehrt, wie die Leitsubstanz das Vermögen, worauf sie benannt ist, verliert, während ihr die Fähigkeit, in richtiger Mischung und Anordnung mit den übrigen Stoffen des Muskels energische Localcontraktionen zu vollziehen, noch zukommt. Die Leitsubstanz aber bei höheren Geschöpfen, wo es Nerven giebt, mit diesen zu identificiren, hiesse das Princip der Differenzirung missverstehen. Ich will nicht davon reden, dass jene Substanz 10 mal langsamer leiten müsste als der Nerv, weil solche und grössere Unterschiede auch von Muskel zu Muskel vorkommen und nicht die übrigen Differenzen der electrischen Schwankungswellen von Nerven und Muskeln hervorheben, für die sich mancherlei in der Verquickung der Einrichtung mit den dem Muskel eigenthümlichen Stoffen gelegene Gründe denken lassen, aber das Eine ist hervorzuheben,

dass man durchaus nicht begriffe, warum der nicht contractil gewordene motorische Nerv, wie es für die Wirbelthiere bewiesen ist, nicht continuirlich in jene Leitsubstanz übergeht, während er es doch in den Ganglienzellen thut. Verschmilzt die Entwicklung embryonale Nervenzellen ebenso miteinander zum Axencylinder, wie sie die ersten zelligen Anlagen des Muskels in vielen Fällen später zu einem muskulösen Vollcylinder sehr vollkommen verbindet, so ist nicht einzusehen, wie sie die Leitsubstanz der einen und der andern fortwährend an der Verschmelzung hindert, während sich doch kein andres Gewebe dazwischen lagert.

Bezüglich der angeblichen Unabhängigkeit des Contraktionsvorganges von der Leitsubstanz endlich ist daran zu erinnern, dass wir Anfang und Ende der Contraktionswelle nicht mit derselben Schärfe wie bei der Schwankungswelle messen können, aber von der Länge der ersteren wissen, dass sie die der Erregungswelle beträchtlich übertrifft, so sehr, um recht weit in die letztere reichen zu können und dass ihre Länge und Abflachung im Absterben allem Anscheine nach den gleichen Aenderungen der Schwankungswelle folgen[1].

Dass der in seinem Leitungsvermögen durch Dehnung oder, wie ich hinzuzufügen habe, durch Ueberreizung und am meisten durch Beides, sonst noch nicht einmal erheblich beeinträchtigte Muskel starke Abnahme und selbst Verlust der sec. Wirksamkeit zeigt, beweist im Allgemeinen den Einfluss des zeitlichen Verlaufes der muskulären Erregungswelle, den man nach dem *du Bois-Reymond*'schen Gesetze der Abhängigkeit aller electrischen Erregung von der Schwankung der Stromdichte in der Zeit erwarten und bezüglich der Miterregung des angelegten Nerven in Anspruch nehmen muss. Dürfen wir voraussetzen, dass sich die Form der Schwankungswelle hier in ähnlicher Weise ändert, wie

[1]) Vergl. *Bernstein* und *Steiner*. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 526.

die der Contraktion, und wie diese an Höhe und Steilheit ihres Anfangsstückes zuerst sehr wenig einbüsst, während die große Abflachung und Verlängerung in den aufsteigenden Theil, also in das Endstück fallen, so würde dies in erfreulicher Uebereinstimmung mit der vorhin ausgesprochenen Vermuthung stehen, dass nur die zweite Phase der Schwankungswelle Ursache der secundären Wirkung ist; die Veränderung dieser würde dann die Ursache der sec. Unwirksamkeit aller Contraktur sein und zugleich das Mittel an die Hand geben, die Nervenendigungen in einem Muskel wirken zu lassen, dessen Eigenwellen keine sec. Zuckungen mehr erzeugen können. Aus diesem Grunde muss ich besonderes Gewicht darauf legen, dass an den Enden gehörig geschonte Sartorien keineswegs in den nervenreichen Gegenden zuerst so auffällig an Wirksamkeit verlieren, dass man aus der Entwicklung dieses Verlustes in der Längsausdehnung des ermüdenden Muskels irgend welche Vermuthung über hervorragende Betheiligung der Nervenenden bei der sec. Zuckung schöpfen könnte. Ich habe den Versuch verbessert, indem ich eine Strecke des spitzen Endes des Sartorius zwischen die Electroden nahm und durch möglichst localisirte Reizung den Muskel doch seiner ganzen Länge nach tetanisch zu ermüden trachtete, ohne die extrapolar endenden Nerven in Anspruch zu nehmen: blieb darnach die *Matteucci*'sche Zuckung aus, so galt dies meist so gut für die nervenhaltigen wie für die nervenlosen Strecken, oder wo schwache Reste der sec. Wirkung übrig geblieben, keineswegs vorwiegend oder etwa constant für die dem Hilus näheren Abschnitte. Ich will zwar nicht behaupten, die hypolemmalen Nerven litten nicht, wenn die Säule contractiler Substanz, mit der dieselben in Berührung stehen, von einem entfernten Orte her erschöpft wird, ich glaube aber, dass man kaum ein milderes Verfahren ersinnen wird, als dieses, um den Muskel möglichst ohne seine Nervenendigung zu schädigen.

Du Bois-Reymond gedenkt in seiner Experimentalkritik der Entladungshypothese (S. 549) eines älteren Planes, dessen Verwirklichung er z. Th. unternommen, welchen ich hatte, um Muskeln, wenn möglich durch schädliche Stoffe, Gifte u. dergl. abzutödten, ohne die motorische Nervenendigung zu treffen; solche Muskeln sollten auf die *Matteucci*'sche Zuckung geprüft werden. Ich muss dazu bemerken, dass es wesentlich die jetzt widerlegte Angabe von *Marmé* und *Moleschott* war, welche jenen Vorsatz eingegeben. Nach den erwähnten neueren Ueberlegungen habe ich aber einige Aehnliches verfolgende Versuche auch jetzt nicht für überflüssig gehalten, und ich halte es für nöthig dieselben mitzutheilen, um Andere vor Täuschungen zu schützen. Eins der besten Mittel, den Muskel abzutödten, ist das Ammoniak, während bei diesem Reagens allenfalls darauf zu rechnen war, dass es tiefer vergrabene Nervenendigungen schone, wenn es nur in Dampfform auf endständige Querschnitte des Sartorius wirkte. Um dies zu erreichen, hob ich den Muskel mit Ausnahme der Nerveneintrittsstelle vom Oberschenkel, dessen übrige Fleischmasse an einen Glasstab gebunden worden, ab und zog ihn durch zwei kurze, am Hilus zusammenstossende Glasröhrchen, an deren anderer Mündung ich die kurz herausragenden Muskelenden mit je einem Querschnitte versah. Dort liess ich so lange NH_3-Dämpfe einwirken, bis der Muskel abgetödtet schien. Das Ergebniss einer am Plexus sacralis angebrachten Reizung kann darauf ein sehr wunderbares sein, wenn man die Glasröhrchen fortzieht und einen Froschschenkel mit seinem Nerven auf den wieder entblössten Sartorius legt: regungslos kann der kleine, natürlich durch eine untergeschobene Glasplatte von der Oberschenkelmuskulatur zu trennende Muskel, an seinem Hilus fixirt daliegen, während der sec. Schenkel lebhaft zuckt oder in heftigen Tetanus verfällt. Indess ist die Täuschung bald entdeckt, sobald man den primären Muskel genau beachtet, in welchem zu dieser Zeit

nämlich noch feine Furchen auftreten, welche die normale Erhaltung einiger, gewöhnlich in der Mittellinie, z. Th. wohl tief liegenden Fasern beweisen. Der Sartorius ist nach der NH_3-Behandlung in seiner Hauptmasse so stark von Contraktur befallen, dass jene Fasern ihn nicht weiter verkürzen können oder es erst thun, nachdem man ihn etwas ausgereckt hat. Sind die sec. Zuckungen schwächer, so ist es freilich nicht immer möglich, die letzten Reste der primären zu erkennen; man wird sich aber wohl hüten, desshalb auf eine von den intramuskulären Nerven ausgehende sec. Wirkung zu schliessen, denn die Nervenenden müssten dann wunderbarer Weise unmittelbar nach dem Momente, wo die secund. Zuckungen ganz unmöglich werden, dem Muskel im NH_3-Tode folgen.

Wenn die motorische Nervenendigung im Wesentlichen aus Axencylindern besteht, ist zu schliessen, dass sie bei Temperaturen, welche die Erregbarkeit der Nervenstämme erhalten, auch die ihrige bewahre. Da ich aus älteren Beobachtungen[1]) wusste, dass man den Muskel bei 40—45° C. partiell abtödten kann, ohne seine interlemmalen Nervenfasern functionell zu vernichten und da *Afanasieff*[2]) später zeigte, dass Nerven einigermaassen rasch, im Allgemeinen erst bei etwa 50° C. absterben, so rechnete ich darauf, durch Erwärmen Muskeln schaffen zu können, welche als lebendige Theile nur noch die Nervatur mit der gesammten Endigung enthielten. Als ich Froschschenkel mit oder ohne die Haut in dünnem Salzwasser mehr oder minder rasch und vollkommen bei 40—45° C. zum Verluste der Erregbarkeit oder zum Erstarren brachte, bemerkte ich daran viel früheres Aufhören der sec. Wirkung, als der primären Contraktion auf Nervenreiz und niemals ein Stadium, wo diese erloschen und jene erhalten gewesen wäre. Das Verfahren ist indess für die hypo-

---

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 597.

[2]) Ibid. 1865. S. 691.

lemmalen Nerven bedenklich zur Zeit, wo sich die epi- oder interlemmalen noch ganz gut befinden können, weil der Muskel säuert und wie Gift auf die ersteren wirken muss. Der saure Fleischsaft verbreitet sich zwar alsbald auch jenseits des Sarkolemms, aber hier findet er markumhüllte Nerven in Scheiden vor, denen er sicher viel später schadet, als den nackten Axencylindern, die er zuerst erreicht. Dem Unheil zu begegnen, tauchte ich statt der Schenkel ganze Frösche mit den Beinen in das warme Bad und trieb während des Erwärmens, unter constantem, mässigem Drucke, vom Herzen aus eine schwach alkalische Salzlösung (H_2O 100 — NaCl 0,5 — PO_4Na_2H 0,25) durch die Gefässe; die Muskeln bedurften jetzt bei denselben Temperaturen bedeutend längere Zeit um abzusterben und die Säure wurde ihnen so vollkommen genommen, dass ich sie selbst erstarrt noch recht durchsichtig fand, wie denn überhaupt die geringere Durchsichtigkeit todtenstarrer Muskeln nicht constant ist und bei unverletzten oder mässig gedehnt erhaltenen Fasern weniger auf der Myosingerinnung, als auf der punktirten Fällung der Serum-Globulinate beruht, deren Entstehung und Menge vom Säuregrade abhängen. An den alkalisch abgestorbenen Muskeln fand ich die Reihenfolge des Verlustes der sec. Wirksamkeit und der Erregbarkeit durch die eigenen Nerven grade so wie früher. Hinsichtlich der Erfolge anderer, in gleicher Absicht angestellter Muskeltödtungen hätte ich dies nur zu wiederholen; ich habe dazu Wasserinjectionen, Chloroform, Veratrin, Rhodannatrium, Apomorphin, Kupfersalze und Alkalicholate benutzt und finde keinen Anlass, die Versuche näher zu beschreiben, weil überall definitiver Verlust der sec. Wirkung vor dem Schwinden der primären Reaction festgestellt wurde. Gelegentlich wurde hierbei *v. Wittich*'s jetzt besonders wichtige Beobachtung bestätigt, dass die durch H_2O-Injectionen an curaresirten Muskeln entstehenden Zuckungen secundär wirken.

Verhalten langsam beweglicher Muskeln zum Froschnerven.

Die Erfahrungen über Unfähigkeit der Contractur zu sec. Wirkung forderten zur Prüfung einiger normaler Weise langsamer beweglichen Mnskeln auf. *Matteucci*[1]) hat bereits angegeben, dass er die sec. Zuckung vermisst habe, wenn er den Schenkelnerven an die bewegten Muskelmassen des Darms und des Magens warmblütiger Thiere anlegte. Ich habe es nicht anders gefunden am Darme, dem Magen, der Harnblase und den Ureteren vom Kaninchen, der Katze und dem Hunde, auch wenn sich deren glatte Muskulatur ohne mein Zuthun oder durch mechanischen und electrischen Reiz so kräftig wie möglich bewegte, weder bei lebend geöffneten, noch bei soeben verbluteten Thieren. Namentlich am Ureter des Kaninchens waren die natürlichen oder künstlich erzeugten Contraktionswellen sicher unwirksam nnd es kam nichts von sec. Zuckungen zum Vorschein, als der Strang ohne Nebenschliessung auf eine Glasplatte gebettet worden[2]). Von der durch Entfernung der Cornea freigelegten Iris eines grossen Kaninchens erhielt ich keine Wirkung auf den in irgend welcher Weise direct angelegten Froschnerven, während der N. Sympathicus am Halse gereizt wurde; indess ist die Erweiterung der Pupille bei diesem Verfahren sehr gering, da die Iris sich, wie *Hensen* und *Völkers* fanden, im eröffneten Auge bis zur Unbeweglichkeit gegen die Linse capillar ansaugen kann.

Unter den gestreiften Muskeln vermisste ich die sec. Wir-

---

[1]) Cours d'Électro-Physiologie. 1856. Paris 1858, p. 130.

[2]) Man hat sich bei diesen Versuchen zuweilen vor jenen eigenthümlich wühlenden Contraktionen zu hüten, welche durch die Erwärmung des Froschnerven entstehen und dann auch von der Leber und der Niere erhalten werden, wie dies bereits *Czermak* (Ges. Schriften, I. S. 430) beobachtete.

kung bei Hydrophilus und beim Flusskrebse, bei letzterem auch, wenn die primären Contraktionen der Scheerenschliesser durch Reizung der die Nerven führenden höheren Theile der Extremität erzeugt wurden. Ich habe auch den Darm des Schleis, der sich da, wo er gestreifte Muskeln führt, auf electrische Reizung eines Abschnittes kräftig und ziemlich rasch, fast zuckend in einiger Ausdehnung bewegte, mit dem Froschnerven in verschiedenen Richtungen belegt, den Schenkel aber weder auf Einzelreizungen, noch beim Tetanisiren reagirend gefunden. In grösserer Nähe der Electroden gab es wohl Wirkungen, jedoch keine Sicherheit, dass dieselben nicht von Stromschleifen herrührten.

Secundär völlig unwirksam fand ich die Muskeln von Emys europæa, sowohl die blasseren M. retrahentes capitis collique, wie die rothen der Extremitäten, als ich die ersteren durch Einbohren einer Stricknadel in den Wirbelcanal oder nach dem Ausschneiden an einem Ende direct electrisch, die letzteren von den Nervenstämmen her reizte. Da die Schildkröte den Kopf bekanntlich mit beträchtlicher Geschwindigkeit einzieht und ihre Beine sich wenigstens bei künstlicher Reizung der Nerven mit einzelnen Inductionsschlägen ziemlich rasch zuckend bewegen, muss die secundäre Unwirksamkeit, die ich an sechs gesunden und soeben geöffneten Exemplaren der genannten Species, sowohl für Einzelzuckungen wie für den Tetanus constatirte, überraschen. Von dem Ventrikel (nicht von den Vorhöfen) des mächtig schlagenden Herzens gelang es dagegen durch Auflegen des Froschischiadicus secundäre Zuckungen zu erzielen, die freilich sehr schwach waren und bald nach dem Herausnehmen des Herzens, also lange vor aller merklichen Abnahme des Pulsirens, verschwanden.

Von den rothen Schenkelmuskeln des Kaninchens, die sich nach *Ranvier*'s, *Kronecker*'s[1]) u. A. interessanten Beobachtungen

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1878. S. 1.

am lebenden Thiere schon in einer zur Contraktur überleitenden Weise bewegen und deren Zuckung auf einmaligen Reiz eine im absteigenden Theile 4mal längere Curve als die der farblosen Muskeln verzeichnet, erhielt ich auf Nervenreiz eben so gut sec. Zuckung und sec. Tetanus, wie von jenen. Hier hätte es das grösste Interesse nachzusehen, ob der zeitliche Verlauf der Schwankungswelle entsprechend unterschieden ist, wie der der Zuckung; *Bernstein*'s und *Steiner*'s Feststellungen am Sternomastoïdeus des Hundes, der zwar auch roth ist, berühren die Frage natürlich nicht, da der Hund nur rothes Fleisch besitzt und weil die Verschiedenheit durch die Farbe überhaupt wohl nur angedeutet, nicht davon bedingt ist. Ich hatte noch nicht Gelegenheit, Prüfungen an den Muskeln Neugeborener und an unfertigen Muskeln vorzunehmen, an welchen *Soltmann* die Contraktionen langsameren Verlaufes überhaupt zuerst genauer feststellte und vermuthlich den Schlüssel der höchst beachtenswerthen Abweichung erfasste.

---

3. Primärer und secundärer Tetanus.

Bis *Hering* und *Friedrich*[1]) die Unfähigkeit vieler Tetani zu secundärem Tetanus enthüllten, galt der letztere für ein so sicheres Merkmal des primären, dass er nicht nur zum Beweise der electromotorischen Discontinuität aller Tetani, sondern auch zur Entscheidung zwischen Contraktur und Tetanus allgemein verwendet wurde. Ohne Widerspruch ward anerkannt, dass eine Muskelbewegung, welche wohl secundäre Zuckung aber keinen secundären Tetanus erzeugt, selbst eine einfache Zuckung sein müsse, und als *Foster* nach dem Vorgange *Marey*'s der systolischen Contraktion des Herzens die Möglichkeit eine tetanische zu sein, in einem Handbuche der Physiologie aus diesem Grunde

---

[1]) Wiener Akad. Ber. LXXII. S. 413.

absprach, befand er sich in voller Uebereinstimmung mit der öffentlichen Meinung seiner Wissenschaft. In Fällen, wo der Augenschein an gewöhnlichen Muskeln das Gegentheil gezeigt hatte, wurden Gegengründe gefunden, denn ausser *Harless* hatte schon *du Bois-Reymond* bemerkt, dass der spontan oder reflectorisch entstandene Tetanus oft wenig oder gar nicht secundär tetanisirend wirken, ohne diesem Umstande jedoch die Bedeutung, welche ihn vor dem Ignoriren geschützt haben würde, beizulegen.

Augenblicklich ist das Factum durch *Hering* wohl als gesichert zu betrachten und vor Allem kein Einspruch dagegen zu fürchten, dass man vom natürlich, willkürlich, reflectorisch, physiologisch erregten oder wie man es nennen will, kurz vom vital contrahirten Muskel allerdings secundäre Zuckung, aber keinen secundären Tetanus erhalten könne und dass der vitale Tetanus secundär nur eine oder mehrere Eingangszuckungen, allenfalls auch bei Intermissionen secundäre Zwischenzuckungen liefere. *Morat* und *Toussaint*[1]) gehen soweit, dies für den Charakter des vitalen Tetanus zu erklären, dem durch künstliche Reizung zu genügen noch kein Mittel erfunden sei; aber das ist Vitalismus!

Soviel ich sehe, wird auch der Versuch gemacht, das Fehlen der secundären Wirkung auf Schwäche des primären Tetanus zurückzuführen und es gab wohl Anlass zu dieser Auffassung, wenn man jenes künstlich durch electrischen Reiz zu erzeugenden schwächeren Tetanus gedenkt, von welchem sich nichts übertragen lässt und der Vorstellung folgt, dass die erste Contraktion, womit ein Tetanus beginnt, von einer myoelectrischen Schwankung begleitet sei, die wohl zu einer guten secundären Einzelzuckung hinreiche, während alle weiter folgenden Schwankungen nicht von der Höhe wären, um es der ersten an äusserer Wirkung gleich zu thun. Wie schon erwähnt, ist es mühsam

[1]) Archives de Physiol. normale etc. 1877. S. 156.

sich von dem dieser Anschauung widersprechenden Verhalten des Muskels bei gleich kräftigen, einzeln wirkenden und im Effecte zusammenfliessenden Reizen zu überzeugen, ich bin aber selbst durch die Calamität der unsicheren Contakte und durch die Vergänglichkeit der secundären Minimaltetani veranlasst zu lange anderer Meinung gewesen, als jetzt, um nicht mit Bestimmtheit jene Vorstellung ausschliessen zu müssen, deren fast entscheidende Bedeutung ich zugeben würde, wenn nicht die Summation im umgekehrten Sinne ins Gewicht fiele.

Unter den vitalen Tetanusarten kommen solche vor, bei denen der Augenschein gegen die angenommene Schwäche zu deutlich redet, um diese als erklärendes Moment der mangelnden secundären Wirkung bestehen zu lassen. In andern Fällen erweist sich der natürliche Tetanus an der Hubhöhe des sehr mässig belasteten Wadenmuskels gemessen allerdings schwach und so fand ich jeden durch unipolares Tetanisiren der hinteren Rückenmarkswurzeln, sowie der Hinterstränge erzeugten Froschtetanus beschaffen, obwohl derselbe sehr häufig zu secundären Eingangszuckungen nicht versagte, und wenn ich ihn mit gleicher Höhe durch Reizung des durchschnittenen N. ischiadicus künstlich nachahmte, zwar kurze, aber doch deutliche secundär tetanisirende Wirkung enthüllte.

Willkürliche Dauercontraktionen bei Thieren abzufangen wäre ein langweiliges und fast hoffnungsloses Geschäft, wir sind daher auf den Strychnintetanus angewiesen, von welchem *Hering* schon das Unvermögen zu secundärem Tetanus nachwies, ohne eigentlich mit *du Bois-Reymond*'s älteren Beobachtungen in Widerspruch zu gerathen. Beim Frosche wirkt dieser Tetanus so überaus kräftig auf angelegte Nerven, dass es schon *du Bois-Reymond* zuweilen gelang, den Effect durch die Haut hindurch abzuleiten. Wie ich finde, begleitet eine kräftige secundäre Eingangszuckung fast jeden erneuten Anfall des Starrkrampfes, wenn

ich Frösche so lange in eine äusserst verdünnte Strychninlösung setzte, dass sie für viele Stunden und Tage zur Demonstration der gesteigerten Reflexerregbarkeit gut sind und den Schenkelnerven an die Haut auf der Wade der ganz unverletzten Thiere lege. Schwankungen der Haut- und Drüsenströme können hier die Ursache nicht sein, da der Versuch an der Rückenhaut und überall, wo keine grössere Muskelmassen unter der Haut liegen, niemals gelingt, und da an erregende Absonderungen wohl auch nicht zu denken wäre, selbst wenn der Erfolg durch dünne Lagen in Salzwasser getränkten Papiers auf der Haut vereitelt würde, was nicht der Fall ist. Nach diesen Eingangszuckungen kann ich den Strychnintetanus des Frosches nicht aus Schwäche für unfähig zu secundärem Tetanus, wie er es factisch nach Entfernung der Haut noch ist, halten. Ich habe endlich den Versuch auch an der Unterschenkelmuskulatur grosser, kräftiger Kaninchen angestellt und davon wohl Eingangs- und manche Einzelzuckungen des Froschschenkels erzielt, aber wieder keinen Tetanus, obwohl das Kaninchen oft sammt dem Brette, auf welchem es fixirt worden, unter lauten Tönen so heftig vibrirte, dass es wie von einem breiten Schleier umhüllt aussah und das Gestell auf dem Tische umherrutschte. Bestenfalls sah ich den Froschschenkel in diesem Höhestadium sich etwas strecken unter schwach wühlenden Bewegungen im Gastrocnemius, ich glaube aber, dass die letztere Erscheinung, wo sie gesehen wurde, schon zu den unzuverlässigen gehört, weil die Zeit begreiflich fehlte, um die Betheiligung der Erwärmung daran zu controliren.

Ausser den vitalen gibt es künstliche Tetani ohne entsprechende secundäre Effecte[1]), und es wurde solcher beim Sartorius schon gedacht, wo sie mit den ersten Stadien augenschein-

[1]) Von *Hering* z. B. gefunden für den *Ritter*'schen Oeffnungstetanus und bei dem *Pflüger*'schen Tetanus durch constante Ströme.

licher Ermüdung zusammenfallen. Verwendet man den minder zarten Gastrocnemius, so stösst man auf dieselbe, freilich später oder nach etwas kräftigerem Reiz auftretende Erscheinung, und hier wird constatirt, was die von *Morat* und *Toussaint* mitgetheilten graphischen Darstellungen auch zeigen, dass der secundäre Tetanus anfängt nachzulassen, stossend zu werden und sogar zu erlöschen, zu einer Zeit, wo die Curve des primären noch glatt ist und sich noch nicht gegen die Abscisse senkt. Ich habe viele solcher Aufzeichnungen vorgenommen und muss die Erscheinung als eine sehr constante bezeichnen. Wie sie unter verschiedenen Belastungen abläuft, bleibt ebenso wie manche andere interessante Einzelheit, deren ich zu viele voraussah, um sie bei dieser Gelegenheit verfolgen zu dürfen, zu untersuchen. Ich habe nur weiter beachtet, dass der primäre Muskel fast unmittelbar nach dem Abbrechen des sec. Tetanus, bei unverändertem Reize seines Nerven zu secundären Einzelzuckungen noch gut ist. *Morat* und *Toussaint* werden die Erscheinungen als ein Ermüdungsphänomen, das sie auch sein dürfte, betrachtet und desshalb für keine Nachahmung des vitalen Tetanus gehalten haben; es kommt darauf nicht viel an, um so weniger, als es künstliche Nervenerregungen gibt, die von vornherein primären, ohne secundären Tetanus hervorrufen. Diese Reizungen sind die chemischen durch NaCl oder Glycerin.

Die Mächtigkeit des Glycerintetanus ist bekannt: ein am Fusse fixirter Froschschenkel richtet sich davon betroffen steil empor, steif wie ein Brett, und wenn man seinen Gastrocnemius, mässig belastet am Krymographion schreiben lässt, so bekommt man eine hohe, ausserordentlich lange parallel zur Abscisse bleibende, glatte Curve, deren Anfang häufig nur mit wenigen, rasch zur maximalen Höhe emporsteigenden Biegungen beginnt. Dieser Tetanus nun erzeugt niemals secundären; je mehr Einzelzuckungen ihm vorangehen, um so mehr secundäre

kräftige gleichartige Zuckungen beginnen nur mit ihm das Spiel; dann bleibt der zweite Schenkel für lange in Ruhe und beginnt erst wieder, sehr kräftig zuweilen, zu zucken, wenn die primäre Curve nach unten gehende Knicke bekommt, also während einzelner Intermissionen der Glycerinwirkung. Dieselben Erscheinungen, die ich darauf nicht weiter graphisch aufnahm, erhielt ich von der entblössten Kaninchenwade nach dem Einhängen des durchschnittenen N. ischiadicus in Glycerin; doch waren die secundären Einzelzuckungen hier häufiger und es traten gelegentlich sogar wühlende Bewegungen in dem secundären Froschmuskel auf. Um die chemische Reizung zu wechseln, habe ich zu einigen Versuchsreihen den Frosch- oder Kaninchenischiadicus auch in concentrirte NaCl-Lösungen getaucht und damit weniger continuirlichen primären Tetanus, beim Frosche auch nicht so hohe Curven erhalten. Dem entsprechend fand ich die secundären Eingangs- und Einzelzuckungen im Allgemeinen häufiger, und kaum schwächer als beim Glycerin; zu secundärem Tetanus kam es ebenfalls nie. Es verdient bemerkt zu werden, dass beide chemischen Reizungen zuweilen nur eine einzige secundäre Eingangszuckung und bis zur Abtödtung der Nerven keine weiteren liefern.

Der NaCl- und der Glycerintetanus stellen eine so grosse mechanische Muskelleistung vor, dass sicherlich nicht Schwäche der Muskelerregung Schuld sein kann an dem Ausbleiben des secundären Tetanus, um so weniger, als ich von den am centraleren Theile eingetauchten Nerven, nachdem dieselben um das verätzte Stück verkürzt worden, durch rhythmisch electrische Reizung Tetani ihrer Gastrocnemien herzustellen vermochte, mit viel geringeren Hubhöhen, die vortrefflichen secundären Tetanus gaben. Es kann also nicht an der Intensität, sondern nur an der örtlichen oder zeitlichen Angriffsweise der chemischen Reizung liegen, dass die darauf indirekt reagirenden Muskeln sich so ganz anders

verhalten. Der Ursache des letzteren Umstandes nachzugehen, schien mir schon desshalb nöthig, weil die wichtige Frage nach dem Wesen der vitalen Muskelcontraktion daran betheiligt ist.

Harless hatte von natürlichen oder, wie man sagt, willkürlichen Einzelzuckungen des Frosches secundäre Zuckung erhalten; mir ist dies zwar nicht begegnet, aber ich weiss ein einfaches Mittel, um eine grosse Reihe sehr regelmässiger secundärer Zuckungen von den primären gewöhnlicher Skeletmuskeln zu erhalten, die wenigstens ohne unser direktes Zuthun entstehen. Man enthäute, so weit es geht, einen an der Wurzel abgeschnittenen Eidechsenschwanz und befestige daran den Nerven eines Froschschenkels mit zwei sanften Fadenschlingen. Der losgelassene Schwanz macht jetzt die bekannten rhythmischen Krümmungen und peitschenförmigen Bewegungen in regelmässigem Wechsel von rechts nach links und ebenso regelmässig schlägt der Froschschenkel mit dem Fusse. Wird der Schwanz von oben nach unten fortschreitend verkürzt, so werden seine Bewegungen unregelmässiger, er beginnt sich auf dem Tische um die Längsaxe zu rollen und sich mit dem fortschlagenden Schenkel in der seltsamsten Weise umherzubalgen; endlich reagirt nur noch die Spitze und wenn es gelingt diese schonend zu enthäuten, findet man zuweilen auch die kleinsten Muskelchen noch wirksam gegen den angelegten Nerven, Etwas, das übrigens *Matteucci* schon an den kleineren Muskeln des Froschfusses nach künstlichem Nervenreize bemerkte. Die natürlichen, schnell verlaufenden Contraktionen besitzen also sehr erhebliche secundäre Wirkung.

Die Ursache des Fehlschlagens oder der „Erschwerung“ des secundären Tetanus finde ich zuerst angedeutet bei *du Bois-Reymond*. Er sagt (S. 305—307 der Unters. ü. thier. Electrct. Bd. II. Abth. 2) kurz umschrieben, der willkürliche und der Strychnintetanus seien nicht von der inneren Stetigkeit des durch den electrischen, nach regelmässigen Intervallen dieselben Punkte

eines Nerven immer wieder treffenden Reiz erzeugten, sondern von einem Erzittern begleitet, bei welchem die Zusammenziehungen einer Muskelfasergruppe in die Zeit der Erschlaffung einer anderen fallen könnten. In diesem Falle würden die nach Aussen abzuleitenden electrischen Schwankungen sich zuvor gegenseitig vernichten oder vermindern, so dass der Effect auf den secundären Nerven, welcher andernfalls durch Summirung der Wirkung vieler gleichzeitig erregter Muskelfasern zu Stande komme, ausbleibe. In neuerer Zeit ist dieselbe Anschauung zunächst von *Hering*, später, wie es scheint, ebenfalls nicht ohne Bezug auf die electromotorischen Vorgänge, durch *Brücke* wieder erörtert und von letzterem in der ihm eigenthümlichen, eindringlich anschaulichen Sprache der allgemeinen Aufmerksamkeit besonders empfohlen worden. *Brücke* redet von Nervenreizen, die den Muskel erreichen, wie die Salven oder das Pelotonfeuer den Feind und wenn man sich vorstellen will, dass die motorisch nervösen Centra eine schlecht feuernde Truppe seien, die es nie zu einer vorschriftsmässigen Salve bringt, oder bei der besten Salve den Feind annähernd pelotonartig erreichen muss, weil derselbe in zu verschiedenen Distancen vor ihr steht, so wird man vermuthlich das Richtige treffen, da keine natürliche Contraktion der Effect eines Feindes ist, der dem Muskel zu so salvenmässiger Behandlung auf den Leib rückte, wie wir es bei der künstlichen Reizung thun, wenn wir von gleich entfernten Punkten aller seiner Nerven aus auf ihn feuern. Gewehr und Zündstoff werden an der Sache nichts ändern, und wenn wir im Stande wären, mehr als einmal mit unsern Droguen von derselben Nervenstelle zu schiessen, wie es wirklich zuweilen, aber nur bei der ersten Berührung eines Nervenquerschnittes mit einem energisch erregenden, chemischen Mittel geschieht, so würde die Uebereinstimmung, welche die chemische Reizung am Muskel bis heute mit der vitalen erzielt, ein Ende haben.

Dass die vom chemisch erzeugten Nerventetanus betroffenen Muskeln ebenso zittern und in wühlender Bewegung sind, wie die natürlich erregten, ist ohne Umstände zu sehen, insofern die feucht spiegelnde Oberfläche oft das einzige Mittel dazu bietet und diese Bewegungen, wie die vom Glycerintetanus gezeichneten glatten Curven am besten lehren, häufig keine resultirende für die Länge des Muskels enthalten. Vergegenwärtigt man sich, dass die secundäre Wirkung des Muskels nicht von einer einzigen Muskelfaser ausgeht, sondern immer von Fasergruppen, und dass in jeder solchen Gruppe die Schwankungswellen auch ohne Ordnung nebeneinander verlaufen können, so findet man die Umstände, welche vorzugsweise Vernichtung des äusseren Effectes zur Folge haben werden, da die Abgleichung electrischer Spannungsunterschiede, welche die einzige Ursache aller secundären Erregung ist, nun im Muskel selber von einer Faser zur andern, von jedem negativen Punkte der einen zum weniger negativen oder positiven der benachbarten stattfindet. Es könnte die secundäre Wirkung aber auch, obwohl es nicht geschehen wird, von einer einzigen oberflächlich gelegenen Muskelfaser ausgehen, oder von einer Gruppe, deren Einzelfasern sich sämmtlich in gleicher Phase befinden, was eher möglich ist, wobei dann das Wühlen und Zittern auf ungleichmässiger Bewegung ganzer Gruppen gegeneinander beruhen würde, und es müsste doch die secundäre Wirkung leiden oder schwinden, da es etwas Anderes ist, wenn die der Schwankungswelle theilhaftige direkte streifenförmige Unterlage des secundären Nerven auf einer nur als indifferenten Leiter zu betrachtenden nebenschliessenden Masse liegt, als wenn sie von einem zeitweise mit entgegengesetzten electrischen Spannungen versehenen Gewebe umgeben wird.

Wie die chemische Reizung dazu komme, nur den genannten wühlenden Tetanus hervorzubringen, braucht kaum ausgeführt zu werden: abgesehen von einer ersten einmaligen, gleichzeitigen

Reizung aller am Nervenquerschnitte stehenden Fasern, die bei Verwendung energischerer Mittel, wie des Aetzkalis z. B. eine rasche Totalzuckung des Muskels erzeugt, handelt es sich hier um das sehr unregelmässige, bald diese, bald jene Nervenfaser erfassende Eindringen des Glycerins oder der Salzlösung, von welchem gar keine andere als pelotonartige Wirkungen mit unregelmässig wühlenden Bewegungen am Muskel zu erwarten sind. Es bleibt also nur noch das Verständniss zu finden für das Erlöschen des secundären Tetanus bei der bekannteren rhytmisch, salvenmässiger Reizung. Gewöhnlich erzeugen wir dieselbe auf electrischem Wege, es gibt aber in dem *Heidenhain*'schen mechanischen Verfahren noch ein Mittel, das sich in dem hier interessirenden Punkte nicht davon unterscheidet und durch die gleichen secundären Erfolge beweist, dass die Electricität als Erregungsmittel hier nicht in Betracht kommt. *Du Bois-Reymond* sah den am *Heidenhain*'schen mechanischen Tetanomotor vom Nerven aus erregten Gastrocnemius secundären Tetanus erzeugen, was ausser mir gewiss Mancher bestätigt haben wird. Dass dieser Tetanus bald an secundärer Wirksamkeit verliere, ist leicht zu sehen, und es gibt da gewiss Fälle, wo sich dies ganz und gar aus denselben Gründen ereignet, wie nach intermittirendem electrischen Reize; indess kann man selten darüber ins Klare kommen, Was einer allmählich durch die Anstrengung beförderten Veränderung zuzuschreiben, oder Was von vornherein durch die Unvollkommenheit der Einrichtung bedingt wird. Häufig will es nicht recht glücken den Muskel zu einigermassen constanter Leistung zu bringen; der Tetanus wogt auf und ab, oder die Contraktion ist ersichtlich wühlend. Grade im letzteren Falle vermisst man den secundären Tetanus. Ich habe viele vergebliche Bemühungen gemacht, dieselbe Erscheinung unmittelbar im Beginne einer für secundäre Wirkungen gut ausreichenden electrischen Reizung hervorzurufen, indem ich mittelst der unipolaren Methode die

im Plexus sacralis zerstreuten Fasern für den Gastrocnemius zwar gleichzeitig, aber an verschiedenen Orten zu reizen trachtete, musste jedoch aus vielen Gründen von der Verfolgung des Zieles abstehen. Die kleinen Längendifferenzen, welche der Froschischiadicus nur zur Verfügung stellt während auf zeitliche Unterschiede des Anlangens der Nervenreize am Muskel gerechnet wird, die unter Berücksichtigung des viel langsameren Verlaufes der muskulösen im Vergleiche zu dem der nervösen Schwankungswelle nicht sehr klein sein dürften, setzten die Aussichten solcher Versuche zu tief herab, um besonderen Muth zur Construction der manchen anderen Schwierigkeiten begegnen sollenden Einrichtungen zu gewähren. Ausserdem ist der Versuch vielleicht unnöthig, weil er schon in einem bekannten mit einer unwesentlichen Modification enthalten sein könnte. Ich habe wiederholt bemerkt, dass *Bernstein*'s akustischer Stromunterbrecher bei grosser Reizfrequenz nach der Anfangszuckung, zuweilen wühlenden Tetanus von grosser Kraft, aber geringer oder gar keiner secundärer Wirkung gibt, trotz mehr als kräftiger Reizung, und ich muss es im Sinne *Bernstein*'s für sehr wahrscheinlich halten, dass hier auf Interferenz beruhende Vernichtungen sowohl, wie Verstärkungen einzelner nervöser Erregungswellen ihr Spiel treiben. Die Unvollkommenheit des Platin-Quecksilbercontaktes würde hierbei zu etwas Willkommenen, indem sie gelegentlich so ungeregeltes Nachtreiben der Nervenwellen erzeugte, dass die Fasern des Nervenstammes in der myopolaren Strecke an weit von einander entfernten Punkten, bald hier, bald da ihre wirksamen Maxima empfingen, und dem Muskel das erwünschte Pelotonfeuer zuginge. *Kronecker*'s mit dem Toninductorium erzeugte Tetani höchster Reizfrequenz widerlegen eben an sich das *Bernstein*'sche Phänomen nicht und ich muss um so mehr an der thatsächlichen Existenz desselben festhalten, als ich wiederholt auch den primären Tetanus nach heftiger Anfangszuckung vermisst habe,

während ich die Funken am Contakte absichtlich kräftig und als Zeugen der fortgehenden Stromunterbrechung sichtbar erhielt.

Schliesslich ist hier noch der sich allmählich entwickelnden Uebereinstimmung des secundären Verhaltens aller auf gewöhnliche Weise rhythmisch electrisch und salvenmässig erzeugten Tetani mit den übrigen rythmischen und wühlenden zu gedenken. Dieselbe deutet das erste Stadium der Ermüdung an, welcher vielleicht bereits die Nerven, sicher die Muskeln verfallen. Ein ganzer genügend lange tetanisirter Muskel verfällt der Contraktur und dass diese bis zu einem gewissen Grade entwickelt, bei keiner Art der Muskelerregung irgendwelche secundäre Wirkung erzeugt, wurde soweit gezeigt, dass es keiner besonderen Erklärung mehr bedarf um namentlich den Ausfall des secundären Tetanus von einem Muskel zu verstehen, dessen Tetanuscurve die Veränderung im absteigenden Theile mit voller Deutlichkeit zeigt. Es fragt sich nur, wesshalb der Muskel vor Erreichung dieses Grades aufhört secundär zu wirken, oder wenn man sein Wühlen und Flimmern als nächste Ursache davon schon kennt, worin dieses begründet sei. Hätten wir es nur mit einem jener Kaninchenmuskeln zu thun, welche aus durcheinandergewebten rothen und farblosen Fasern bestehen, so brauchte die Antwort nicht lange gesucht zu werden, nachdem wir uns erst bei diesen über die in Wirklichkeit und im normalen Zustande vorhandene Befähigung zu secundären Wirkungen jeder Art so gut beruhigt hätten, wie am gewöhnlichen Froschmuskel. Die rothen, von vornherein langsamer beweglichen Fasern brauchen nur, bevor sie an die kritische Grenze der Contraktur gelangen, in anderem Tempo Veränderungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu erleiden, als die farblosen, um ihre Schwankungswellen mit denen der andern in der Weise interferiren zu lassen, dass an der Oberfläche keine elektrischen Spannungsdifferenzen zur Erregung eines angelegten Nerven mehr übrig bleiben. Ich sehe keinen

Grund beliebige Froschmuskeln anders als dem Grade nach für verschieden von den genannten leicht zu findenden des Kaninchens zu halten, da es offenbar der mehr oder minder verbrauchte oder der wechselnd jugendliche Zustand der einzelnen Muskelfasern ist, welcher Form und Geschwindigkeit ihrer Schwankungswellen ebenso, wie den Gang der Veränderlichkeit dieser nach Anstrengungen bedingt. Alle Froschmuskeln enthalten bekanntlich in vollkommenster Weise durcheinander gemischt, grobe und feine, fettreiche und fettarme, Kerne und Protoplasma in verschiedenster Anordnung und Menge führende Fasern, welchen wir unmöglich vollkommen Gleichheit des wichtigsten physiologischen Verhaltens zutrauen können, nachdem *Soltmann* einmal die Eigenthümlichkeit der jungen Muskeln festgestellt hat. Dazu ist nichts inconstanter und unregelmässiger in der Zeit oder nach den geringsten Eingriffen veränderlicher, als Länge und Laufzeit der Schwankungs- wie der Contraktionswellen, wo die Zahlen von 3—15 mm. für die Länge, von 1—13 m. für das Fortschreiten pro Secunde schwanken. Nach dem Allen scheint es mir ganz unmöglich, dass die an einem Ende parallelfasriger Muskeln erzeugte Schwankungswelle in allen Fasern am anderen mit gleicher Phase anlange und hierin dürfte die Erklärung nicht nur der kräftigen Erregung liegen, welche einem Nerven zu Theil wird, der rechtwinklig über ein starkes Bündel solcher Fasern gelegt ist, sondern vor Allem für die sonst kaum verständliche secundäre Wirksamkeit des regelrechten Querschnittes oder des Ankunftsortes der Wellen vor dem Sehnenansatze. Dass der Sartoriusquerschnitt nach primärer neuromuskulärer Erregung um Vieles kräftiger als nach directer auf den angelegten Nerven wirkt, ist nur eine Folge des gleichen aber verstärkten Grundes, denn hier sind es ausserdem die an sehr verschiedenen Punkten der einzelnen Muskelfasern in der Länge des ganzen Muskels endigenden und anpackenden Nerven, welche dafür sorgen, dass die Schwankungs-

wellen mit starken Phasendifferenzen den Querschnitt erreichen, wo dann der angelegte Nerv wesentlich die Brücke für die Abgleichung der electrischen Spannungsdifferenzen bildet. Hier ist Alles, was wir sehen, vergleichsweise verständlich zu Dem, was uns bisher am klarsten erschienen, verglichen nämlich mit der secundären Zuckung, von der natürlichen Oberfläche jedes Muskels aus, eine Thatsache, die wir nicht eher begreifen werden, als bis uns die Entstehungspunkte der normalen Muskelwellen und deren Fortschreiten in den einzelnen Muskelfasern genau bekannt sein werden.

4. Secundäre Unwirksamkeit der Muskeln im Leben.

Wer es gesehen hat, wie ein mit Strychnin vergifteter Frosch bei jedem neuen Ansatze des Starrkrampfes eine Anzahl Froschschenkel, deren Nerven auf die Haut seiner Schenkel gelegt werden, in je eine neue Zuckung versetzt, muss sich fragen, wie die electrischen Muskelschläge es anfangen, keinen bemerkbaren Schaden im Innern ihres Besitzers anzurichten und wie überhaupt geordnete Innervation zwischen lauter electrisch schlagenden Muskeln möglich sei. Denkt man sich einen Blutegel, von dem es bekannt ist, dass er von einer auf die Mitte einer grösseren Kupfermünze gelegten Silbermünze, schwer herunterkommt, weil er vor dem kleinen electrischen Schlage, den er bei jedem Versuche dazu erhält, zurückweicht, an die zuckende Wade des Frosches gesetzt, so würde demselben der Frosch etwa so widerwärtig werden, wie diesem ein electrischer Fisch, und beide könnten, mit menschlicher Intelligenz begabt, die gleichen Speculationen anstellen über Immunität. Indess ist es fraglich, ob Frösche und andere Geschöpfe im völlig normalen Zustande zu so kräftig secundär wirkenden Einzelzuckungen oder zu ebenso, wie beim Strychninkrampfe einsetzenden tetanischen Contraktionen überhaupt fähig seien, während es andrerseits gewiss ist,

dass sie mit der natürlichen dauernden Muskelthätigkeit, welcher das Vermögen zu secundärem Tetanus, wie wir sahen, ganz abgeht, weder sich noch anderen Schaden zufügen können. Für die experimentelle Physiologie dagegen ist es eine ebenso ungelöste als gern umgangene Frage, warum im Allgemeinen so wenig Rücksicht zu nehmen sei auf Mitbewegungen und Miterregungen von Muskeln und Nerven, die, wenn sie stattfänden, zahlreiche und wichtige Versuche unmöglich machen würden, und eine um so näher liegende Frage, als wir uns durchgehends solcher Reizungen bedienen, die zu secundären Effecten besonders geeignet sind. *Matteucci*[1]) scheint dies vorgeschwebt zu haben, als er darauf hinwies, wie der Einfluss des Muskels auf den Nerven auch sensible Erregungen bedingen könne; was er an Thatsächlichem hinzufügte, trifft die natürlichen Verhältnisse freilich nicht und scheint überdies nicht richtig zu sein. Ich habe mich vergeblich bemüht die beiden von *Matteucci* angeführten Versuche, nach welchen contrahirte Muskeln auf periphere Nerven wirkend, Reflexbewegungen erzeugen sollen, mit gleichem Erfolge anzustellen. Einer jener Versuche besteht darin, den zuckenden Oberschenkel unter den Plexus sacralis eines andern ausgeweideten und enthäuteten Frosches zu schieben, der andere in partieller Durchschneidung der Stämme des Plexus und Reizung der peripheren Antheile bei erhaltenem Rückenmarke. Nach *Matteucci*'s Abbildungen war das Hirn der Frösche nicht zerstört. Ich habe die Versuche vor und nach dem Wegschneiden des Kopfes angestellt, doch stets mit negativem Erfolge und muss mich für das Fehlschlagen meiner Bemühungen auf die bekannte, wiederholt dabei bestätigte Erfahrung berufen, dass die peripheren Abschnitte sämmtlicher vorderen Wurzeln, bei intakten hinteren Wurzeln des Rückenmarkes, am Frosche niemals Spuren „rückläufiger

---

[1]) Ann. d. Chim. et Phys. 1846. T. XVII. p. 124. 125. 138. Pl. II.

Empfindlichkeit" erkennen lassen, was viel beweisender ist, als *Matteucci*'s ganz uncontrolirbare, jede Bezeichnung der Antheile des Plexus gemischter Nerven, welche man durchschneiden und reizen solle, vermeidende Angabe. Natürlich kann ich nicht bestimmt sagen, ob *Matteucci* sich geirrt habe, da die Erregbarkeitsgrade sowohl der Nerven wie der Centra in Frage kommen, die bei Pisaner Fröschen grösser sein können, als bei Heidelbergern. Da ich gute Gründe hatte, mich auf die heikle Frage ob von Muskeln mittelst ihrer sensiblen Nerven Reflexzuckungen zu erhalten seien, nicht einzulassen, habe ich auch keine Versuche gemacht die Reflexerregbarkeit unserer Frösche durch die hier noch heiklere Methode der Strychninvergiftung zu verbessern.

Auf ein vom myoelectrischen Schlage herrührendes Phänomen hat kürzlich *Hering* aufmerksam gemacht: er sah die von *Schiff* zuerst bemerkten und bis dahin unaufgeklärten, mit dem Herzschlage zusammentreffenden Zuckungen des Zwerchfells der Katze bedingt von der Berührung des N. phrenicus mit dem schlagenden Herzen, gewiss ein vortrefflicher Fall, Vorsicht vor secundären Muskelwirkungen zu lehren. Ausser diesem wüsste ich indess keinen anzuführen, sondern nur Thatsachen geltend zu machen, welche umgekehrt das Ausbleiben secundärer Zuckungen unter Umständen darthun, wo man dieselben hätte erwarten können. Ich will nur vorläufig an eine schon bekannte darunter erinnern, nämlich an die Möglichkeit fibrillärer oder auf einzelne scharf begrenzte Bündel beschränkter Contraktionen im Sartorius nach künstlichem directen, wie indirectem localisirten Reize, bei welchem nicht Schwäche der Erregung die Indolenz benachbarter interlemmaler Nerven und die Localisation der Zuckungen erklärt. Man sieht die fibrillären Bewegungen, wie schon erwähnt, häufig auftreten während unipolaren Abtastens des Plexus sacralis und nicht selten so localisirt, dass z. B. die innere Hälfte

des Sartorius allein und energisch genug zuckt, um einen mit dem Nerven darauf gelegten Schenkel zu secundären Zuckungen zu veranlassen, während die äussere Seite ganz in Ruhe und natürlich unfähig zu secundärer Wirkung bleibt. In diesem Falle bleiben interlemmale, zur äusseren Hälfte des Muskelbandes erweislich durch die innere, contrahirte Hälfte ziehende Nervenfasern von jeder secundären Wirkung verschont, es liegt hier also derselbe Fall vor, wie in dem ehemals von mir angegebenen sog. „Zweizipfelversuche“, nur mit der Abänderung, dass die primären Zuckungen durch indirecte Reizung hervorgerufen werden, ein Verfahren, das den Vortheil hat, sicher primäre Maximalcontraktionen zu erzielen und daher die vollkommene Unmöglichkeit innerer secundärer Wirkungen eines Muskels auf die von ihm eingeschlossenen Nerven beweist. Ich habe wiederholt mit der gewöhnlichen und mit der unipolaren Methode versucht, den inneren oder den äusseren Zipfel des am breiten Ende bis zur Zone der letzten Nervenendigungen gespaltenen Sartorius einhälftig und localisirt electrisch zu reizen, ohne eher Zuckungen auf der nicht erregten Hälfte erzielen zu können, als bis Stromschleifen die auf der erregten Seite gelegenen Nervengabeln erreicht hatten, was sehr gut mittelst angelegter secundärer Nerven zu controliren war, welche in entsprechender Entfernung vor die Electroden gelegt, schon anfingen erregt zu werden, als die in meiner Gewalt befindliche Reizung nur die Höhe erreicht hatte, um secundäre Zuckung von weiter zum Hilus gelegenen Regionen der direct gereizten Muskelhälfte noch garnicht aufkommen zu lassen.

Am Gastrocnemius bringt es die unipolare Reizung einzelner Punkte des Plexus sacralis ebenfalls dahin, den Muskel nach Belieben in die verschrobensten Formen zu versetzen, der Art, dass von zwei seiner inneren und äusseren Seite, oder der oberen und unteren Fläche angelegten secundären Präparaten immer nur eins

mitzuckt; die Nervatur dieses Muskels ist jedoch weniger übersichtlich, als die des Sartorius, so dass der Beweis des Ausbleibens secundärer Erregungen an interlemmalen, wirklich neben oder über contrahirte Muskelfasern verlaufenden Nervenästchen hier nicht mit gleicher Sicherheit zu führen ist.

Als Grund der sich offenbarenden Indolenz im Muskel befindlicher Nerven gegen die Schwankungswelle der sie umgebenden Muskelfasern habe ich früher im Anschlusse an *Pflüger*'s und *Heidenhain*'s Beobachtungen über die Abnahme der nervösen Erregbarkeit mit der Annäherung an die Peripherie, oder mit der Verkürzung der myopolaren Strecke vermuthet, die interlemmalen Nerven entbehrten der nöthigen electrischen Erregbarkeit und, wie ich finde, entbehrte diese Auffassung auch der Zustimmung nicht. Augenblicklich ist indess schwer ersichtlich, wie viel von jenem Gesetze der peripheren Erregbarkeitsabnahme nach *v. Fleischl*'s [1]) Untersuchungen bestehen bleiben wird und wird es nicht unwahrscheinlich, dass dasselbe nur für gewisse Stromrichtungen gilt, oder dass nur gewisse Punkte in der Bahn des Froschischiadicus durch abweichende Erregbarkeit ausgezeichnet sind; Das aber bleibt ersichtlich, dass ein mit seinen Enden zwischen Electroden gebrachter Sartorius zum Zucken immer erheblich schwächerer Reizung bedarf, wenn ihm ein Stück seines Nerven belassen und der Länge nach auf die Fläche gelegt ist, als wenn man den Nerven knapp am Hilus abschneidet. Ein gewisses Recht, die in den Muskel eingetretenen Nervenfasern für schwächer erregbar zu halten, ist daher immer noch vorhanden, aber es ist mir sehr zweifelhaft geworden, ob dies genüge, die innere secundäre Unwirksamkeit des Muskels verständlich zu machen, seit ich zu meinem Erstaunen sah, dass kein Muskel seinen eigenen extramuskularen Nervenstamm secundär zu erregen vermag. Am Sartorius bot sich zu dem

[1]) Wien. Acad. Ber. LXXII. 9. Dec.

Versuche gleich Gelegenheit: ich überzeugte mich zuerst, dass dieser Muskel in irgend einer Weise am Querschnitte benetzt, direct oder indirect erregt, den Nerven seines Gefährten am anderen Beine recht gut secundär erregt, und dass es dazu durchaus nicht des etwas umständlich mit zu präparirenden höchsten Ursprunges der Sartoriusnerven, sondern nur des bis kaum zum Abgange vom N. ischiadicus reichenden zarten Fädchens bedarf. Um so mehr hatte ich erwartet, den Muskel im Zweizipfelversuche in ganzer Breite zucken zu sehen, wenn ich ihm sein Nervenstämmchen liess und dieses in günstigster Weise auf die direct zum Zucken gebrachten Hälfte lagerte; aber ich habe die Zuckung sich darnach niemals auf die Seite des anderen Zipfels ausbreiten gesehen und glaube um so weniger jedesmal das Unglück gehabt zu haben, die Erregbarkeit des Nerven zu wenig zu schonen, da ich gern selber Misstrauen in einen thatsächlichen Befund setzte, der so wenig verständlich war.

Wie man sieht verlangt das befolgte Verfahren noch keineswegs eine erregende Wirkung der direct gereizten Muskelfaser auf ihren eigenen Nerven, da die beiden Sartoriushälften auch als zwei getrennte Muskeln gelten können, so weit es sich nämlich nicht um getheilte, in beiden Hälften endende, aber ohne Zweifel die Minderzahl bildende Nervenfasern handelte, die übrigens kaum Etwas zur Aufklärung der Sache beitragen dürften. Will man wissen, ob die Muskelfaser wirklich fähig sei, die ihr zugehörige Nervenfaser irgendwo im Stamme mittelst der myoelectrischen Schwankung zu erregen, so scheint mir nichts übrig zu bleiben, als die auf gewöhnliche Weise erhaltenen Zuckungen mit denen zu vergleichen, welche nach möglichst ausgedehnter Anlage des zum Muskel herabgebogenen Nerven entstehen. Am Sartorius, wo der Versuch mit directer Reizung ausführbar wäre, habe ich denselben wegen einiger bisher nicht überwundener Schwierigkeiten noch nicht angestellt, aber ich habe mich am

Gastrocnemius überzeugt, dass die auf indirecte Reizung erfolgenden Zuckungen nicht verändert werden durch Anlegen des N. ischiadicus an den Muskel. Natürlich waren höchstens Verstärkungen der Zuckung durch Summation untermaximaler Reize zu erwarten, da die secundäre Wirkung in das Latenzstadium fällt, das nach *Helmholtz* nur jene Verstärkung und weder eine zweite Zuckung noch Superposition zulässt. Um mich zunächst von der secundären Wirksamkeit des Muskels zu überzeugen, befestigte ich denselben neben dem des andern Beines am Doppelmyographion und legte ihm den Nerven des letzteren, seinem eigenen genau folgend, in möglichster Ausdehnung an, während der Reiz gewöhnlich hoch oben am Plex. sacr., in einigen Versuchsreihen übrigens auch, um Nichts zu übergehen, in der Kniekehle angebracht wurde. Da es nur sehr schwacher Inductionsschläge zur Reizung bedurfte, war ich vor parodoxen und unipolaren Wirkungen, wie besondere Prüfungen vorher ergaben, vollkommen gesichert. In den Vorversuchen zeigte sich vor Allem, dass von den beiden gleich belasteten Gastrocnemien der nur secundär erregte zwar, wie bekannt, bei den schwächsten Zuckungen des primären nicht reagirte, aber nach geringer Erhöhung des Reizes und der Zuckung am primären garnicht selten stärker zuckte, als dieser, und bei untermaximalen Contraktionen des ersteren leicht so stark zu erregen war, dass sich dieselbe Erregung in dessen Curve als Zuwachs sicher verrathen hätte, wenn sie wirksam geworden wäre. Mehrere Reihen sehr zahlreicher Versuche, bei welchen der Nerv abwechselnd von einem Glasstäbchen durch die Luft gehoben oder dem Muskel in günstigster Weise angeschmiegt wurde, ergaben so viele congruente oder kaum verschiedene Curven, dass ich nicht an autosecundäre Wirkung zu glauben vermag. Ich habe die Zuckungen mit den schwächsten zulässigen Belastungen, je nach der Grösse der Muskeln, von 2 bis 5 und 10 grm. angestellt und ausser den

erwähnten unveränderten Curven bei gleich bleibendem Reize schwächere und stärkere Zuckungen, im einen wie im andern Sinne bezüglich der Betheiligung etwaiger secundärer Wirkung erhalten, kurz nur die bekannten häufig unregelmässigen Effecte schwacher Nervenreizung erzielt, die sich besonders in jenem merkwürdigen allmählichen Ansprechen des Präparates darzustellen pflegen.

So viel mir bekannt ist, enthält die Literatur nur eine Angabe von *du Bois-Reymond*, bei welcher die Möglichkeit autosecundärer Muskelzuckung erwähnt oder vermuthungsweise ausgesprochen[1]) worden; der dort beschriebene Versuch ist jedoch auch ohne jene Annahme vollkommen verständlich.

Wenn der Muskel mittelst seiner electrischen Wirkung die Erregung des eigenen Nerven nicht hervorzubringen, zu verstärken oder zu modificiren vermag, so kann noch gefragt werden, ob er es thun würde, wenn die auf ihn zurückgeneigte Nervenstrecke so weit von ihrem peripherischen Ende entfernt wäre, dass der Nervenkreis die zweite Erregung erst nach dem Latenzstadium zum Ziele gelangen liesse. Hierzu wäre ein etwa 30 Ctm. langer Nerv erforderlich, den uns die Natur an geeigneten Thieren schwerlich in Aussicht stellt. Wenn man das Experiment indess durch eine Reihe von Auslösungsorganen compliciren mag, so ist es auch mit Froschnerven möglich, indem man eine in sich zurückkehrende Kette von Schenkeln herstellt und ich habe es mir nicht versagen mögen den Versuch mit sehr erregbaren, im März frisch eingefangenen, grossen Fröschen anzustellen. Wirklich gelang es mit diesen die Zuckungen höherer Ordnung zuweilen bis zum neunten Präparate fortschreiten zu sehen, gewöhnlich jedoch nur bis zum sechsten, aber ich habe in keinem Falle, nach Ausschaltung des letzten, dessen Zuckung gerade die ungenügende sein musste, mehr als eine Zuckung

---

[1]) Untersuchungen ü. thier. Electrict. Bd. II. S. 119.

umlaufen gesehen, nachdem einer der Nerven nur einmal gereizt worden. Da die Frösche sehr kalt waren und in einem kalten Raume experimentirt wurde, so zweifle ich nicht, dass trotz des durch das Anlegen auf die Gastrocnemien bewirkten Verlustes an Nervenlänge häufig hinreichend ausgedehnte Nervenstrecken von der Erregung durchlaufen wurden, um die Actionsströme des letzten Muskels an den Nerven des ersten nach beendigtem Latenzstadium desselben gelangen zu lassen.

Wie gut im Allgemeinen Gruppen ganzer Muskeln von der Theilnahme an der Erregung auszuschliessen sind, wenn man die zu ihnen vom Nervenstamme abgehenden Nerven durchschneidet, ist sehr bekannt: man pflegt den ganzen N. ischiadicus des Frosches dicht unterhalb des Abganges der Oberschenkeläste zu durchschneiden, wenn auf Reizung des Plexus sacralis nur die Oberschenkelmuskeln und keine der Wade oder des Fusses reagiren sollen. *Du Bois-Reymond* bemerkt mehrfach, man brauche dabei auch nicht ängstlich vor Stromschleifen zu sein, welche etwa die unter dem Schnitte gelegene Fortsetzung des Schenkelnerven erreichten, denn man sehe den Unterschenkel noch bei den kräftigsten, nicht unnöthig und unvernünftig gesteigerten Reizen in Ruhe bleiben. Dies schliesst die secundäre Erregung des zwischen lauter contrahirten Oberschenkelmuskeln eingebetteten Unterschenkelnerven schon aus: es ist also bekannt, dass unter Umständen secundäre Erregung extramuskulärer Nerven in situ, auch durch ihnen fremde Muskeln nicht zu Stande kommt, und es liegt nahe, dies von der allseitigen Einhüllung des Nervenstranges in Muskelfleisch von grossem Querschnitte, das eine gute Nebenschliessung bilde, herrühren zu lassen. Indess ist Das, was hier die Nebenschliessung bildet, zugleich das electromotorisch wirksame, also ein Dämpfer von sehr zweifelhaftem Werthe, und, wie sich zeigen lässt, unter anderen Umständen sogar das

beste Mittel zu secundärer Erregung. Man versuche es nur, den Nerven eines Froschschenkels in den ausgebeinten Oberschenkel einzupacken und den letzteren vom Plex. sacralis aus zucken zu lassen, um ähnlich gesteigerte secundäre Effecte zu erhalten, wie wenn man einen Nerven, statt der blossen An- oder Auflage auf einen Sartorius, zwischen zweien einwalzt oder sanft einbindet. Andererseits dürfte es bekannt sein, wie wenig eine nach Art thierischer Gewebe Stromwiderstände bereitende indifferente Nebenschliessung gegen die secundäre Erregung vermag, denn so gut *du Bois-Reymond* andere Muskeln durch einen zwischengelegten, ruhenden Sartorius hindurch auf den übergelegten Nerven wirken sah, ebenso fand ich die Wirkung noch an Schenkeln, deren Nerv auf einem 1 Ctm. breiten, den ganzen Gastrocnemius bedeckenden Polster von 16 Lagen starken, in Salzwasser getränkten Fliesspapiers lag, und wenn ich das primäre, mit dem secundären Nerven versehene Präparat allseitig mit den dazu sehr geeigneten Eingeweiden eines Froschweibchens, deren Masse die eines Oberschenkels weit übertraf, allseitig gut anschmiegend umhüllte, sah ich es noch vortreffliche secundäre Zuckungen ausführen. Einen in Salzwasser getauchten Schenkel oder Gastrocnemius wie einen electrischen Fisch im Meerwasser wirken zu sehen, glückte freilich nicht, vermuthlich weil der secundäre Nerv sich ohne schädlichen Druck nicht so befestigen liess, dass er nicht am Muskel mehr flottirte als anlag.

Unter Umständen, sagte ich, bleibe die secundäre Erregung in situ befindlicher Nerven aus, denn es giebt auch Verhältnisse, unter welchen sie trotz Einhüllung der Stämme in die denselben zukommende muskulöse Nachbarschaft erfolgt, wenn diese zuckt oder tetanisch wird. Man braucht nur den mit einem Hautschlitze versehenen Oberschenkel bis zur Aufdeckung des N. ischiadicus auseinander zu zerren und den Schnitt unter dem Abgange der Oberschenkeläste zu führen, um doch ziemlich häufig secundäre Erscheinungen

im Unterschenkel zu bekommen, sobald der Plexus sacralis kräftig, jedoch in einer unipolare Störungen oder wirksame Stromschleifen ausschliessenden Weise gereizt wird. Gewöhnlich werden die Bewegungen des Unterschenkels um so schwächer, je besser die Wunde wieder verschlossen wird und es kommt vor, dass sie gerade mit dem Anlegen einer letzten Hautnath an einer kleinen aber noch klaffenden Stelle ganz verschwinden; ich habe sie zuweilen aber auch unter diesen Umständen, obschon schwach, noch anhaltend gefunden, und es liegt dies wahrscheinlich daran, dass man es mit einem durch den Schnitt mit zeitweise erhöhter, also mit abnormer Erregbarkeit versehenen Nerven zu thun hat, wofür die Inconstanz und das baldige Wiederschwinden der Erscheinung sprachen. Um von den Einflüssen der Durchscheidung unabhängig zu sein, und um die Zuckungen im Unterschenkel, dessen passive Bewegungen höchst störend sind, besser bemerken zu können, nahm ich den unteren Abschnitt des Schenkelnerven ganz aus der Wunde und nähte an seine Stelle den des andern Beines, so gut es ging, mit der entsprechenden Strecke ein, während ich diesen undurchschnitten, mit einem nicht reflectorisch wirkenden Theile des Rückenmarks noch verbunden, zwischen den Näthen herausragen liess; so habe ich niemals den dem Oberschenkel fremden Unterschenkel bei den stärksten einfachen oder tetanischen Contraktionen zucken gesehen, es sei denn dass die Controle eine der lästigen Einmischungen ergab, mit welchen die stärkeren electrischen Reize nun einmal unvermeidlich behaftet sind.

Die genannte secundäre Unwirksamkeit rührt augenscheinlich von irgend einer den Bedürfnissen wohl geregelter Muskel- und Nerventhätigkeit zusagenden Anordnung her, welche in Wahrheit weit mehr leistet, als die natürlichen Verhältnisse erfordern. Es bleibe dahin gestellt, ob sogenannte willkürliche, vollkommen normale Einzelzuckungen unter den günstigsten Ableitungsbedingungen auf fremde Prüfschenkel wirken, oder ob ohne Strychnin-

vergiftung und ähnliche Eingriffe im völlig unangetasteten Lebenszustande vorkommende Dauercontraktionen jemals secundäre Einzelzuckungen erzeugen, und nur die Möglichkeit dazu offen erhalten, so weisen die soeben gemachten Erfahrungen auf erstaunlich zweckmässige Einrichtungen, die selbst den Zufällen salvenmässig an der Muskulatur anlangender Reizungen begegnen. Wie wenig es gegenwärtig nachweisbar sein mag, so wird man doch kaum umhin können, den Schutz in situ befindlicher Nerven vor der anscheinend gefährlichen Nachbarschaft der Muskeln, zwischen welchen sie verlaufen, in Eigenthümlichkeiten dieser zu suchen, welche denselben nicht erlauben anders nebeneinander thätig zu werden, als in einer die Abgleichung der myoelectrischen Spannungen durch die Gegend des Nervenverlaufes verhindernden Weise, und diese letztere scheint mir nur auf das Princip der Interferenz oder des Ausschlusses summirter Wirkung der Schwankungswellen zurückführbar, das durch die Beschaffenheit und den Faserlauf der in Nervennähe gegen einander gewendeten Muskelflächen in Verwendung gebracht wird. Es wird schwer fallen dies in Einzelnen aufzudecken und zu analysiren, aber es giebt Erfahrungen, welche dafür sprechen, dass die Einrichtung gänzlich ungeregelten und nicht in natürlicher Weise associirten Muskelcontraktionen in der Umgebung sensibler Nerven nicht gewachsen ist. Gelegentlich stellt irgend eine Störung das Experiment an uns selber an, denn Wer wüsste nicht, mit welcher Intensität wir ungewollte, abnorme Muskelbewegungen empfinden? Wer jemals an sich selber Muskeln durch electrischen Reiz zur Contraktion bringen liess, weiss auf einmal aus der Empfindung Etwas von solchen Muskeln, über die er sich bis dahin in angenehmer Unkenntniss befunden, und wenn uns irgend ein kleiner, gewöhnlich nur in Gesellschaft benachbarter, thätiger Muskel in Zittern geräth, so haben wir davon so eigenthümlich reissende und so ganz neue, aus mangelnder Erfahrung kaum zu localisirende

Empfindungen, dass wohl an ungewöhnliche, myoelectrische Erregung sensibler Fasern, die dem Muskel entweder selber angehören oder in seiner Wirkungssphäre verlaufen, zu denken ist.

Nichts scheint näher zu liegen, als die geregelte Verschiebung der Schwankungswellen in den einzelnen Muskelfasern, welche äussere secundäre Unwirksamkeit bedingt, zum grössten Theile in der Anordnung der peripheren nervösen Erregungspunkte oder in der Lage der Nervenendigungen an der Faser, und in der Verschiebung dieser Orte von Faser zu Faser zu suchen. Die vorerwähnten Fälle der Unwirksamkeit am direct, gänzlich abnorm, in allen Fasern auf gleicher Höhe erregten Sartorius, lehren indess, dass dies allein die Ursache nicht sei, sondern dass der Schutz natürlich verlaufender Nervenfasern vor dem Muskelschlage von der Natur in vielfacher Weise erreicht werde.

5. Giebt es secundäre Wirkungen vom Muskel zum Muskel?

Der Muskel wird seit *Rosenthal*'s bekannten Versuchen vergleichsweise zum Nerven für so wenig electrisch erregbar gehalten, dass *Hering*'s Erklärung der Muskelreizung bei Querschnittsbenetzung schon aus diesem Grunde überraschen musste. Da wir nun aber wissen, dass Schliessung oder Erzeugung des eigenen Stromes den Muskel erregen, war von Neuem zu versuchen, ob nicht die Erregungsschwankung dieses Stromes ebenso auf ihn wirke. Wird eine Nebenschliessung an den mit einem Querschnitte versehenen Muskel gelegt, so heisst dies bezüglich des ihn jetzt vom Querschnitte zum Ableitungsorte an der Oberfläche, durchkreisenden Stromes, wie *Helmholtz* zeigte, Dasselbe, wie wenn der Strom an einem beliebigen Punkte des Kreises, also auch ausserhalb des Gewebes entstanden wäre; dieser Strom ist dem Muskel vom Augenblicke der Schliessung an in derselben Weise etwas Neues, wie der durch eine Säule gehende, nachdem sie geschlossen worden, darin einen neuen Vorgang darstellt.

Es handelt sich also beim Anlegen des leitenden Bogens oder bei der Rand- und Querschnittsbenetzung um sog. positive Schwankung, beim Oeffnen des Kreises um negative. Auf die erstere reagirt der Muskel, auf die letztere nicht, was einen neuen Grund für die Annahme enthält, dass, wenigstens im stromgebenden Muskel, nicht der Anfang der Erregungswelle, welcher negative Schwankung darstellt, sondern das im Sinne positiver zu nehmende Ende der Welle für ihn selber der entscheidende Abschnitt sei. Liegt in dieser Schwankung überhaupt, wie es *Bernstein* annimmt, die Quelle seiner Erregung, so ist die Uebertragbarkeit des Vorganges mit gleichem Erfolge auf einen andern Muskel nicht ausgeschlossen. Ich habe mich indess ebenso vergeblich, wie Andere vor mir, bemüht, von auf Nerven wirksamsten primären Präparaten des Gastrocnemius, der Oberschenkelmuskulatur oder des Sartorius Effecte auf andere kleinere Muskeln oder auf Sartorien zu erzielen; ich mochte diese direct anlegen oder ihnen die electrische Schwankung der anderen zuleiten, wie ich wollte, es wurde niemals an normalen oder curaresirten Präparaten eine Spur von Contraktionen wahrgenommen; auch das schmalste, noch gut erregbare Bündel abgespaltener Sartoriusfasern blieb völlig ruhig, gleichviel ob es zum Erregungsobjecte indirect oder direct gereizter Muskeln angeordnet wurde.

Anderes konnte übrigens kaum vorausgesetzt werden, da ja sehr kräftige fibrilläre Zuckungen im Muskel künstlich zu erzeugen sind, bei denen Muskelfasern in der für secundäre Wirkung auf Nerven günstigsten Weise glatt nebeneinander verlaufend, ebenfalls nicht aufeinander erregend wirken. Ausserdem lässt sich zeigen, dass auch viele contrahirte Fasern zusammen wenige anliegende oder zwischengelagerte in Ruhe lassen, da dies schon aus dem Ansehen und der secundären Unwirksamkeit eines Bündelchens von Nervendicke hervorgeht, das in einem Sartorius auftritt, der von seinem, mit einer schmalen,

durch Einschneiden oder Kneifen erzeugten Lücke versehenen Querschnitte gereizt wird. Es giebt also bei dieser Zuordnung der Fasern keine secundäre Wirkung grösserer Muskelmassen auf kleinere. Eine andere Frage wäre es, ob Fasern, welche zwischen Gruppen mit ungleichem Verlaufe der Schwankungswellen als Leitungsbrücken des Ausgleiches electrischer Spannungen dieser liegen, in Erregung gerathen, aber auch Das scheint nicht stattzufinden, da nichts von Miterregung am Querschnitte unerregt gelassener Fasern zu sehen war, in stark durch ihre ganz übrige Masse erregten Muskeln, welchen durch mehrmaliges Tetanisiren oder vorübergehende Dehnung das Vermögen zur Wirkung auf äusserlich angelegte Nerven genommen worden und deren Irritabilität kaum benachtheiligt schien. Weitere Bestrebungen secundäre Wirkung von einem Muskel auf den andern zu erhalten, hatten also nur Sinn, wenn man die natürliche Anordnung möglichst verliess, und in dieser Hinsicht glaube ich nichts gespart zu haben an künstlichen Anordnungen, die nur irgend zur Uebertragung möglichst grosser electrischer Differenzen von primärem Muskel auf den secundären führen konnten; es blieb indess Alles vergeblich mit Ausnahme eines Verfahrens, bei welchem freilich kein Skelettmuskel, sondern das Herz den Erreger darstellte.

Die kräftige secundäre Zuckung des Froschschenkels von einem Kaninchenherzen aus, welche *Kölliker* und *H. Müller* entdeckten, ist unstreitig eine der schönsten Erscheinungen der experimentellen Physiologie und bezüglich der electrischen Wirkung unverletzter Muskeln im Sinne der *Hermann*'schen Lehre von den thierischen Actionsströmen fast von derselben Bedeutung, wie *du Bois-Reymond*'s Beobachtung der secundären Zuckung vom behäuteten Schenkel unverletzter Strychninfrösche. *Donders*[1]) hat bereits auf die Wichtigkeit der Versuche mit dem thierischen

---

[1]) Onderzoek. g. i. h. Physiol. Lab. t. Utrecht. III. R. I. S. 246 u. 256.

Rheoskope am Herzen für die Frage der Präexistenz des Muskelstromes hingewiesen, man kann aber aus seinen sehr reservirten Schlussfolgerungen nicht entnehmen, in welchem Sinne er seine Beobachtungen auffasste, obwohl er die Zuckungen des Froschschenkels beim Auffallen des Nerven auf den Herzbeutel in den Herzpausen und während des Vagusstillstandes unbedenklich für den Effect des Herzmuskelstromes, also wohl eines präexistenten Ruhestromes hält. Hier dürfte indess einer der Fälle vorliegen, die *Hering* bei seiner Bemerkung im Auge hatte, dass die Zuckung ohne Metalle oder die Selbsterregung thierischer Theile durch Schluss des eigenen Stromes viel häufiger, als gewöhnlich geschehe, zu beachten sei, denn der Beweis, dass das ruhende Herz den Nerven errege, findet sich bei *Donders* nicht, während es zweifellos ist, dass ein auf den Herzbeutel fallender Nerv, gerade so wie es *Donders* fand, aber durch seinen eigenen Strom erregt wird, wenn gar kein Herz darin ist. In derselben Weise kann natürlich auch ein angeschnittener Muskel sowohl vom Herzbeutel, wie von dem entblössten ruhenden Herzen erregt werden und nichts als die von *Hering* für den Muskel gefundene Zuckung ohne Metalle liefern, ohne dass gerade ein Herzmuskelstrom daran betheiligt zu sein braucht; am bewegten Herzen ist ferner zu beachten, dass ein aufgelegter Muskel durch blosses Verschieben und Gleiten zu Zuckungen gelangen kann, wenn ihn die bewegliche Unterlage plötzlich von neuen Punkten ableitet.

Ausgeschnittene Herzen von Kaninchen sind bekanntlich fast so lange, als sie selbstständig oder auf Anstoss leidlich fortschlagen, noch höchst geeignet zur Erregung des Froschnerven, und zuweilen glückt es auch mit dem Froschherzen den Schenkel zum Schlagen zu bringen. Zu meinem Erstaunen sah ich daher das mit Recht zu Herzversuchen so bevorzugte Schildkrötenherz, wie es bereits erwähnt wurde, sehr wenig wirksam und das Herz

einer grossen Testudo græca, mit welchem ich den ersten Versuch anstellte, vollkommen unwirksam gegen sehr erregbare Froschnerven. In der Voraussetzung, dass der zeitliche Verlauf der Actionsströme vielleicht die Ursache der Unwirksamkeit des übrigens ausserordentlich kräftig schlagenden Herzens sei, und sich seiner Langsamkeit wegen möglicher Weise gerade sehr eignen könne, statt Nerven, Muskeln zu erregen, belegte ich den entblössten Ventrikel mit einem unverletzten Curaresartorius; derselbe begann wirklich sofort, ersichtlich vor jedem Schlage, mit einer kräftigen Contraktion zu reagiren. Alle späteren Versuche wurden mit Herzen von Emys angestellt, die zwar bedeutend kleiner waren, aber kaum schwächer und sämmtlich nach dem Ausscheiden auf einem Tiegeldeckel von Porzellan gelegt noch auf Muskeln wirkten, wenn Nerven davon bei keiner Anlegungsweise mehr erregt wurden.

Zur Wiederholung des Versuches empfehle ich den Sartorius wie gewöhnlich an der spitzen Sehne mit einer Elfenbeinklemme aufzuhängen und mit einer unteren 3—5 mm. langen Strecke so auf den Ventrikel zu legen, dass die fascienlose Innenfläche des Muskels das Herz berührt. Die günstigsten Stellen des Ventrikels müssen gesucht werden, denn eine Regel vermag ich nicht anzugeben, da ich fast alle Stellen und Anlegungsweisen wirksam fand, jedoch bei den verschiedenen Herzen oder bei einem und demselben zeitweise verschieden günstig. Nur von den Vorhöfen sah ich niemals secundäre Contraktionen erfolgen, falls der Muskel nicht plötzlich ins Rutschen kam, wobei Zuckungen entstanden, die in ihrer Weise schätzbar waren, weil sie immer synchron mit der Systole auftraten, während die von den Actionsströmen herrührenden bei dem trägen Schildkrötenherzen überraschend lange der Ventrikelsystole vorausgehen, ja so früh erscheinen, dass es oft mehr aussieht, als ob sie noch vor Vollendung der vorangegangenen Diastole begönnen. In einigen Fällen meine ich

selbst zwei Zuckungen des Sartorius gesehen zu haben, die eine bald nach Anfang der Diastole, die andere gerade nach deren Vollendung oder kurz vor der folgenden Systole; doch sind meine Beobachtungen nicht zahlreich genug, um mir in diesem Punkte nicht Zurückhaltung aufzuerlegen.

Die Sartoriuszuckungen vom Herzen aus sind im Ganzen nicht kräftig, selten so, dass der Muskel emporschnellt, sondern bestehen meist in partiellen Contraktionen, die das Muskelband zu torquiren pflegen; zuweilen scheinen sie von auffallend langsamem Verlaufe zu sein und den Charakter des Tetanus oder der Contraktur anzunehmen, doch nicht etwa so, dass sich die Bewegung weit bis in die systolische Zeit hinein fortsetzte. Ist dem Sartorius vorher ein Querschnitt angelegt, so werden die Zuckungen zum Theil kräftiger und es scheint dann auch mehr auf die Anlegungsweisen anzukommen, von welchen die Querlage, etwa auf dem unteren Drittheile des Ventrikels, oder die Längslage unter Zuwendung des Sartoriusquerschnittes gegen die Atrioventrikulargrenze die wirksamsten sein dürften. Querschnitte an der Herzspitze fand ich ebensowenig förderlich, wie das Anlegen des Muskels mit dem Querschnitte an die Herzoberfläche und mit der Muskelfläche an das durchschnittene Herzfleisch. Unvergiftete Sartorien reagirten nicht ausnahmslos und seltener. In einigen wenigen Fällen ist es mir auch geglückt eine oder mehrere Zuckungen von Curaresartorien zu erhalten, die ich möglichst unverletzt, symmetrisch zum Aequator über zwei recht scharfkantige Kochsalzthone, welche am anderen Ende das schlagende Herz zwischen sich fassten, gelegt hatte. Auch hier gingen die secundären Zuckungen dem Herzschlage sehr merklich voran. Dass ich die secundäre Zuckung vom Muskel zum Muskel mit dem Sartorius auch an den Skeletmuskeln der Schildkröte probirte, bedarf der Erwähnung kaum: das Resultat war stets ein negatives[1]).

[1]) Ebenso von den Muskeln des Kaninchens aus.

Weniger regelmässig, obschon zur Nachuntersuchung ganz genügend, erhielt ich secundäre Zuckungen des Curaremuskels von ausgeschnittenen Kaninchenherzen[1]) und hier sahen dieselben wegen des schleunigeren Ablaufes der Vorgänge besonders häufig so aus, wie wenn sie in das Ende der Diastole fielen. Endlich ist es mir gelungen den Sartorius durch den Ventrikel des isolirten Froschherzens zu erregen, ein zwar meist fehlschlagendes Experiment, aber von hinreichender Sicherheit um gelegentliche Bestätigung von anderer Seite erwarten zu lassen.

II. Von der Wirkung des Nerven auf den Muskel.

Ausgehend von der, meinen Beobachtungen entnommenen, distincten Endigung motorischer Nerven mit hypolemmalen, nicht

---

[1]) An dem ausgeschnittenen Kaninchenherzen sah ich gelegentlich einige Erscheinungen, die vielleicht zu weiteren Untersuchungen Anlass geben. Ich fand nämlich einige Male den sonst wirksamen rechten Vorhof, trotz lebhaften Schlagens wirkungslos für den Froschnerven, während der linke Vorhof nicht schlug, aber etwa zur Zeit des Beginnes der Systole am rechten Atrium jedesmal eine Zuckung des Froschschenkels erzeugte. Nach dem Abschneiden und Isoliren des linken Vorhofes blieb die Erscheinung aus, kehrte aber wieder, wenn ich den letzteren am Rande etwas drückte oder anstiess, ohne dass die kleine runzelige Muskelmasse selbst an spiegelnden Theilen der Oberfläche die geringste eigene Bewegung verrieth. Es könnte also doch von electrischen Schwankungen begleitete Zustände einer contractilen Substanz geben, ohne nachfolgende Contraktion, jedenfalls eine zusagendere Auffassung der Erscheinung, als die Annahme, dass die Enden der Vorhofsnerven hier mittelst Entladungen wirkten.

Beim Aufzeichnen der vom ausgeschnittenen Kaninchenherzen erhaltenen secundären Gastrocnemiuszuckungen fiel es mir zuweilen auf, dass die letzten Pulsationen immer länger werdende Curven lieferten, deren Dauer mehr als $^1/_2$ Sec. betrug. Die Curven waren im ansteigenden Theile kaum verändert, zeigten aber doppelte, etwa um $^1/_{10}$ Sec. von einander entfernte Gipfel. Da der Froschnerv nur auf dem Ventrikel, fern von den Vorhöfen lag, könnte eine im Absterben entwickelte Störung der Synchronie der beiden Ventrikel die Ursache sein.

in die contractile Substanz verfliessenden Fortsetzungen des Axencylinders, hat *du Bois-Reymond*, in weiterer Verfolgung des von ihm gefundenen electromotorischen Verhaltens markhaltiger Nerven, eine Reihe von Hypothesen erörtert, nach welchen man sich die Wirkung des Nerven auf den Muskel als eine localisirt-electrische vorstellen könne. Ich erinnere mich, eine ähnliche Auffassung zuerst im Jahre 1860 von unserem tiefsten Kenner der Nerv-Muskelphysiologie vernommen zu haben, als ich das Glück hatte, denselben vor einem entscheidenden mikroskopischen Präparate von dem Nerveneintritte durch das Sarkolemm zu überzeugen; jene Vermuthung öffentlich anzudeuten, wagte ich aber erst, nachdem ich die labyrinthische Endplatte in den von *Rouget* inzwischen an der Eidechse constatirten *Doyère*'schen Nervenhügeln gefunden hatte, und ich that es hauptsächlich wegen einer Aehnlichkeit jener Platte mit der bis dahin beschriebenen Nervenendigung in den electrischen Organen der Zitterfische. Seitdem ist mir die Genugthuung geworden, meine Beschreibungen und Abbildungen der motorischen Endplatten durch *Ciaccio*, der deren Entstehung, damals als Gast in meinem Laboratorium arbeitend, beiwohnte, später nicht nur für die Muskeln von Torpedo auf das Vollkommenste bestätigt[1]), sondern auch in überraschender Weise übereinstimmend gefunden zu sehen mit der besonders durch diesen Anatomen einigermaassen enthüllten Nervenausstrahlung im electrischen Organe jenes Fisches, von welcher *Ciaccio* selber sagt[2]), sie gleiche vollkommen der von mir gegebenen Abbildung der motorischen Endplattten bei den Reptilien.

Du Bois-Reymond entscheidet sich unter den von ihm einzeln erörterten Entladungshypothesen schliesslich für eine sog.

---

1) Inst. d. Bologna. 17 maggio 1877.

2) Ibid. 21 maggio 1874.

modificirte, nach welcher negative Schwankung eines im hypolemmalen, ruhenden Nervenästchen präexistirenden Stromes zum Reize für die direct berührte contractile Substanz werde. Gefordert wird dabei ein bestimmtes anatomisches Verhalten, das zugleich die Unwirksamkeit des Vorganges für benachbarte Muskelfasern erkläre, und in einer leichten Umbiegung des äussersten Nervenendes zur Mantelfläche des contractilen Cylinders, mit der Richtung nach dessen Axe hin bestehen sollte. Wie man sieht, setzt die Hypothese hinreichende Grösse und passende Steilheit der negativen Schwankung des Nervenstromes zu Erregungen überhaupt, sowie hinreichende Erregbarkeit der Muskelsubstanz für electrischen Reiz von dieser Art und Grösse voraus.

Die hier folgenden Untersuchungen gingen ähnlichem Ziele, aber auf anderem Wege nach, denn es schien mir vortheilhaft, statt in histologischer Beziehung neue Voraussetzungen zu machen, nur bis jetzt thatsächlich Erkanntes hinzunehmen und in physiologischer Hinsicht auch von der Præexistenz des Nervenstromes, für welche es keine Beweise giebt, abzusehen.

1. Ueber Beziehungen des electromotorischen Verhaltens der Nerven zur Erregung.

Wie constant und kräftig der Nerv durch seinen eigenen Längs-Querschnittstrom erregt werde, ist seit *Galvani*'s Zuckung ohne Metalle und nach der von *du Bois-Reymond* gegebenen Aufklärung der in dieses Gebiet fallenden Erscheinungen bekannt. Dennoch muss ich bekennen die Grösse der unter Umständen möglichen Wirkung der Eigenerregung des Nerven unterschätzt zu haben, so lange ich die vorhin beim Muskel angegebene Herstellung des nebenschliessenden Kreises mittelst Thonzapfen und einer plötzlich gegen diese schlagenden, leitenden Flüssigkeit nicht versucht hatte, ein Verfahren, das zur raschen und ergiebigen Schliessung

dem Aufwerfen von nassen Bäuschen oder Thonstücken sehr überlegen und zur Oeffnung, wobei man die Salzwasserschale einfach schnell senkt, ebenso tauglich scheint. Je kürzer das mit Längs- und Querschnitt zwischen die Thone genommene Nervenstück war, um so sicherer schien mir immer bei Schluss des Kreises die Zuckung des zugehörigen Muskels zu sein und ich fand in der Beziehung keine Unterschiede zwischen oberen und unteren Strecken des Nerven. Alle leidlich erregbaren Präparate lieferten ausserdem zwar gewöhnlich schwächere, aber deutliche, mitunter selbst starke Oeffnungszuckungen, sehr im Gegensatze zum Muskel, da sogar die nach *Roeber* electromotorisch wirksameren Curaremuskeln (Sartorien) gleicher Ableitung unterworfen, davon nie die geringste Spur zeigten. Die durch den Nervenstrom indirect erzeugten Zuckungen sind auch von hinlänglicher Kraft um secundäre, zuweilen auch solche höherer Ordnung zu erzeugen, und als ich den Kreis mit den gewöhnlichen Thonstiefelzinkelectroden und einer einfachen metallischen Drahtleitung, in welche ein vibrirender, sonst ganz isolirter Quecksilberunterbrecher eingeschaltet worden, hergestellt hatte, erhielt ich von dem so erzeugten, von *du Bois-Reymond* zuerst erzielten primären Tetanus, auch secundären.

Wie beim Muskel fallen derartige Versuche besonders gut aus, wenn ein zweiter Nerv in derselben Richtung mittelst eines Hilfsthones eingeschaltet wird, während Compensation der Ströme durch Umdrehen des einen, alle Erfolge aufhebt. Wird einer der Nerven mit zwei Punkten der Oberfläche, von denen sich unwirksame oder schwache Anordnung in Bezug auf den Ruhestrom voraussehen lässt, angelegt, so bleibt die Wirkung an diesem oft aus, trotz zuweilen am Gastrocnemius des andern stromgebenden Nerven bemerkbarer Zuckungen, wie es mir denn auch nie gelungen ist durch directes schnelles Anlegen eines im kurzen Haken über ein Glasfädchen gekrümmten Froschnerven mit

Längs- und Querschnitt an die Flanke eines andern, Erregung dieses zu erzielen, es sei denn, dass es sehr nahe an dessen Querschnitte geschah unter Richtung der beiderseitigen Nervenströme zum gemeinsamen Kreise, also unter Umständen, denen wahrscheinlich schon *Galvani* jenen Erfolg verdankte, welchen *du Bois-Reymond* später vergeblich zu erreichen suchte[1]).

Von den sehr variirten zahlreichen Versuchen, die ich zur eigenen Belehrung in der beschriebenen Weise über die Zuckung ohne Metalle anstellte, hat bei dieser Gelegenheit der folgende vielleicht Interesse, den ich desshalb hier allein mittheile. Derselbe sollte an einem mit Querschnitt versehenen Nerven den Vorgang der auf Reizung erfolgenden negativen Schwankung nur unter Benutzung des eigenen, sogenannten Ruhestromes nachahmen und zur Umkehr dieses, bei der Schwankung im *Bernstein*'schen Sinne, ausserdem nur den Strom anderer etwa gleicher Nervenstücke in Anspruch nehmen. Für das erstere brauchte kaum eine besondere Beobachtung gemacht zu werden, da jede Oeffnungszuckung ohne Metalle auf negative Schwankung des Eigenstromes hinauskommt, ich wollte aber im Momente der Oeffnung statt des geschwundenen Stromes gleich einen derselben Grösse von umgekehrter Richtung durch den Nerven senden und dazu schaltete ich den Nerven zunächst mit Längs- und Querschnitt zwischen zwei Thonen ein, deren untere Zapfen einstweilen durch Salzwasser leitend verbunden blieben. Mit Hülfe eines dritten Thones, wurden die genannten Leiter mit zwei unter sich gleichgerichteten, also zur Säule angeordneten und je nur halb so lang eingeschalteten Nerven, mit dem des Prüfschenkels und umgekehrt zur Stromrichtung von dessen Nerven zu einem zweiten oder Nebenkreise verbunden. Zog ich nun das Salzwasser fort, so

[1]) Vergl. *E. du Bois-Reymond.* Unters. ü. thier. Electrct. Bd. I. S. 84 und Fortschr. d. Physik. IV. 1852 (1848) S. 314.

wurde der Strom des auf Erregung zu prüfenden Nerven plötzlich etwa um die eigene Grösse übercompensirt oder umgekehrt und ich erhielt eine Zuckung von ungewöhnlicher Energie. Da der Versuch auch an allen bis zum Schwinden der Oeffnungszuckung veränderten Nerven immer starke Erregung nachweist, ist wohl zuzugeben, dass eine im Allgemeinen mit der Art der von *Bernstein* im erregten Nerven angenommenen, übereinstimmende Stromesschwankung ein hervorragendes Erregungsmittel für Nerven sei.

In jeder denkbaren Weise habe ich die älteren Versuche *du Bois-Reymond*'s vom Nerven zum Nerven secundäre Wirkung zu erzielen sowohl mit directer, wie mit den durch die eben erwähnten Mittel hergestellten Ableitungen wiederholt und fortgesetzt, ohne dem Ziele näher gekommen zu sein, welcherlei künstliche oder natürliche Reize auch verwendet sein mochten. Da ich zur Erzeugung der Zuckung ohne Metalle kein Verfahren so vortheilhaft fand, wie sanftes Einschnüren des Nerven in zwei sich fast berührende Ringe aus mit Salzwasser oder Eiweiss getränkten Baumwollenfäden, Durchschneidung der Brücke zwischen den Fäden und Ableitung der in Thon gekneteten Fadenstümpfe, sowie der fast unmittelbar darüber befindlichen Querschnittflächen, mag nicht unerwähnt bleiben, dass auch dieses Verfahren keine Effecte vom oberen gereizten Stücke auf das untere erzielte. Umgekehrt konnte ich nicht einmal Abnahme der Wirkung eines mit dem zweiten in den Kreis gleichgerichtet geschalteten Nerven, bezüglich der Zuckung ohne Metalle, weder für Schliessungs- noch für Oeffnungserregung constatiren, wenn der erste Nerv während sämmtlicher Herstellungen und Unterbrechungen des Kreises, am andern Ende stark tetanisirt wurde. Häufig genug begegnete ich hierbei so weit alterirten Nerven, welche auf Schluss ihres eigenen Stromes mit der besten Nebenschliessung nicht, sondern nur unter Zuhülfenahme eines zweiten gleichgerichteten reagirten, aber ruhig darin fortfuhren, trotz aller er-

regenden Behandlungen des letzteren, die dessen Strom hätten vermindern oder zeitweise umkehren müssen. Um allen Einwänden zu begegnen wurde nicht unterlassen einsinnige Phasen des Electrotomus, die sich für den Nervenstrom hätten substituiren können, durch Controlversuche mit wechselnder Stromrichtuug am primären Kreise des Inductoriums, oder unter Verwendung der hier freilich nicht vollkommen helfenden *Helmholtz*'schen Einrichtung zu umgehen, oder dergleichen gänzlich auszuschliessen, indem Glycerin- oder NaCl-Reizung verwendet wurde, was jedoch nichts am Ausfalle änderte. Natürlich hätte es durch sonderbare Zufälle geschehen können, dass die Proben auf das Eintreffen der Zuckung ohne Metalle jedesmal in einem Momente vorgenommen worden, wo der tetanisirend gereizte Nerv sich gerade in der Pause zwischen zwei Reizen befand, dann wäre aber zu erwarten gewesen, dass ein durch rasches Unterbrechen des Nervenstromkreises erzeugter Tetanus ohne Metalle unregelmässig geworden wäre, sobald man das ausser dem Kreise befindliche Ende des einen, den Erregungsstrom gebenden Nerven tetanisirte; ich habe das nie bemerkt, obwohl ich den Unterbrechungsrhythmus in weiten Grenzen zu ändern vermochte, mit Hülfe einer Einrichtung, die in nichts Anderem bestand, als in dem *Halske-Heidenhain*'schen Tetanomotor, an welchem ich eine mit ungleichen Zinken in zwei vertical verstellbare Quecksilbernäpfchen schlagende Platingabel isolirt befestigt hatte. — Es scheint also in keiner Weise möglich zu sein mit Hülfe eines erregbaren Nerven zu entscheiden, ob ein anderer erregt sei oder nicht und im letztgenannten Falle vielleicht desshalb nicht, weil der vorhandene Strom des zur Erregung benutzten Nerven ausser der Abnahme noch die *Bernstein*'sche Umkehr erfuhr.

Hätten wir uns nicht als verwöhnt zu betrachten durch die *Matteucci*'sche Entdeckung, welche die zu ihrer Zeit gewagtesten Hoffnungen so sehr überbot, dass selbst *du Bois-Reymond* bekannte,

der Versuch sei ihm nicht einmal eingefallen, so würde nichts Auffallendes zu finden sein in der Erfolglosigkeit aller bisherigen Bemühungen, secundäre Effecte vom erregten Nerven zu erhalten. Heute ist die Sachlage aber so verändert, dass wir das Gegentheil viel eher erwarten müssten und in Verlegenheit gerathen, wenn wir verstehen sollen, wesshalb es keine secundäre Zuckung vom Nerven aus giebt. An der zu geringen Masse des primär erregten Nerven kann es nicht liegen, denn ein Bündel Froschnerven von der Dicke eines guten Sartorius leistet bei keiner Anlage zum dünnsten secundären Nerven und bei keiner Reizweise etwas anderes, und ebensowenig fand ich den starken N. ischiadicus grosser lebender Kaninchen, oder den colossalen N. trigeminus der Barbe, noch den dicken N. opticus des Hechtes dazu im frischesten Zustande tauglicher. Vergleicht man damit die secundäre Wirkung des Muskels, so stellt sich heraus, dass dieser, wie vorhin gezeigt worden, kaum Nervendicke zu haben braucht um unter den nämlichen Umständen alle Fasern eines starken Nerven zu erregen. Es herrscht nun wohl die Meinung, der Nerv sei wegen der Markumhüllung seiner Fasern, welches zu grossen Leitungswiderstand, oder besonders ungünstige Polarisation einführe, ungeschickt zur Uebertragung seiner inneren, an den Axencylinder geknüpften electrischen Vorgänge auf die Aussenseite; damit ist aber nicht zu argumentiren, weil die Markhüllen umgekehrt kein Hinderniss sind zur Uebertragung der myoelectrischen Schwankung von Aussen nach Innen auf den Axencylinder; alle Gründe oder Erklärungen der secundären Unwirksamkeit des Nerven reducirten sich daher auf die Annahme geringerer electromotorischer Kraft des Nerven als des Muskels oder ungenügender Mächtigkeit der neuroelectrischen Schwankung. Wie es aber um diese Annahmen im Augenblick steht, ist bekannt. *Bernstein* zeigte, dass der Muskelstrom niemals in der Schwankung auf Null herabgeht, während

dies gerade beim Nervenstrom der Fall ist, der sich sogar um die vorige Grösse umkehre, und *du Bois-Reymond* erklärte nach der ersten Ausführung messender Bestimmungen die electromotorische Kraft des Nerven für grösser[1]), als die des Muskels. Die electrische Schwankung im Nerven ist also absolut und relativ genommen ein mächtigerer Vorgang, als die des Muskels und es bleiben somit keine jetzt zu bezeichnenden Gründe übrig, welche uns begreiflich machten, wesshalb kein Nerv erregend auf den andern wirkt. Wäre secundäre Wirkung überhaupt erst zu erschliessen oder vorauszusagen, was *du Bois-Reymond* einst gekonnt zu haben geglaubt hatte, als ihm *Matteucci*'s Entdeckung bekannt wurde, so würden wir auf das Gegentheil von Dem verfallen, was in Wahrheit existirt: wir würden sie eher von Nerv zu Nerv als vom Muskel zum Nerven voraussetzen.

Nicht besser steht es um die Frage nach der Wirkung des Nerven auf den Muskel. *Hering*'s Entdeckung zeigt uns den Muskel erregbar genug um ihn auf Entstehung seines eigenen schwachen Stromes reagiren zu lassen. Auf irgend eine Weise müsste es daher möglich sein den Muskel durch den stärkeren Strom des Nerven zu erregen, und wenn dieser Strom um das doppelte seiner Grösse schwankt, wie es im gereizten und mit einem Querschnitte versehenen Nerven nach *Bernstein* vorkommt, den Muskel secundär in Contraktion zu versetzen durch einen anliegenden gereizten Nerven, also ungefähr Das in einem gröberen Experimente zu verwirklichen, was *du Bois-Reymond*'s modificirte Entladungshypothese in kleinerem Maaßstabe voraussetzt. Das erstere ist unter gewissen Umständen möglich und wurde von mir zuerst beobachtet, als ich begann, zu den hier auszuführenden Versuchen marklose Nerven statt der gebräuchlicheren markhaltigen zu verwenden.

---

[1]) Ges. Abhandl. II. S. 250 u. 342.

Gewiss war es eins der ersten Erfordernisse, vor allen, aus dem Verhalten markhaltiger Nerven für deren marklose Enden speculativ erschlossenen Vorgängen den Versuch zu machen, Uebereinstimmung der beiderlei Nerven zunächst in den wesentlichsten Beziehungen nachzuweisen und für den jetzigen Zweck das electromotorische Verhalten grauer Nervenfasern festzustellen. Späterer ausführlicher Mittheilung vorgreifend, habe ich hier vorauszuschikken, dass ich in dem Nervus olfactorius mittelgrosser Hechte zu diesem Studium ein vortreffliches Object fand, an welchem ich gemeinsam mit Dr. *Steiner* sowohl das *du Bois*'sche Gesetz des Nervenstromes, als auch die negative Schwankung des Stromes auf Reizungen verschiedenster Art, von ungeahnter Mächtigkeit constatirte. Diesem an der Bussole gefundenen Verhalten entsprechend war auch die erregende Wirkung des Nerven auf andere und selbst auf Muskeln. Zu meinem Erstaunen sah ich, wie dieser graue Nerv von der Dicke des unteren Abschnittes eines Froschischiadicus, in Gestalt eines kurzen Hakens auf das ausgezogene Ende eines Glasstabes genommen, nach Art eines feinen Electrodenpaares an jeder beliebigen Stelle des Froschnerven zu verwenden war, indem er überall kräftige Zuckung des Schenkels auslöste, am besten im Augenblicke der Berührung, etwas schwächer bei raschem Abheben seiner Längs- und Querschnittspunkte, auf die es ankam. So lange man den Olfactorius vor stärkerem Vertrocknen schützt, erhält sich diese Fähigkeit zu Erregungen beträchtliche Zeit. Mit Leichtigkeit und Sicherheit gelang es Froschnerven indirect durch ihn zu erregen, indem ich die ersteren selbst stromlos an 2 Punkten mittelst der mehrerwähnten Thone so ableitete, dass Schluss des Kreises keine Zuckung gab und später die Leitung von einem Hilfsthone her so schloss, dass der Längsquerschnittsstrom eines ganz kurz genommenen Olfactoriusendes in den Froschnerven hereinbrach. So wurde auch Oeffnungszuckung erreicht und ausserdem glückte es, den compensirend mit einer an der Knie-

kehlgegend von Stümpfen abgehender Zweige freien Strecke eingeschalteten Froschnerven durch den Olfactorius zu reizen, der den Strom des ersteren umkehrte. Ich halte es für unnöthig und ohne Abbildungen in Kürze unausführbar, die zahlreichen Varianten dieses Versuches, die ich vorgenommen, einzeln zu beschreiben und will nur hinzufügen, dass unter Umständen, in die sich Jeder an der Hand des sog. Zuckungsgesetzes leicht hineinfindet, die Oeffnungszuckung die der Schliessung übertrifft, oder allein zum Vorschein kommt.

Nach diesen Wahrnehmungen war ich gespannt zu sehen, wie sich der Olfactorius zum Muskel verhalten werde und ich bemerkte in der That sofort Zuckungen an einem curaresirten Sartorius, dessen Querschnitt ich mit der Oberfläche des Nerven berührte, nachdem der Olfactoriusquerschnitt am Rande des Muskels leicht angeklebt worden, Etwas, das ich mit gewöhnlichen Froschnerven nie erreichen konnte, wenn sie nicht sehr stark mit Lymphe benetzt waren, während der Riechnerv noch wirkte, als sich daran schon beginnende Vertrocknung verrieth. Als ich ferner einen Sartorius mit Längs- und Querschnitt zwischen Thonwalzen nahm und den Olfactoriusstrom dem des Muskels gleich gerichtet plötzlich zuleitete, beobachtete ich eine kräftige Zukkung. Wo die Zuckung des fester angeklebten Muskels den Kreis nicht unterbrechen konnte, fehlte auch hier jede Andeutung einer Oeffnungszuckung. Wurde der Riechnerv entweder den Muskelstrom compensirend, oder mit zwei Punkten der Oberfläche, oder auch mit einem kurzen, von zwei die Thone berührenden Querschnitten begrenzten Stücke eingeschaltet, so blieb jeder Effect am Muskel aus, ebenso wenn der Nerv am wirksamsten, der Sartorius selbst aber stromlos oder mit einer der schwachen Anordnungen eingeschaltet worden. Es ist mir auch nicht geglückt fibrilläre Zuckungen am unverletzten Sartorius wahrzunehmen, wenn ich den Olfactorius zum Haken gekrümmt irgendwo darauf, oder

mit dem Längsschnitte an die Sehne, mit dem Querschnitte an die Muskeloberfläche brachte, während der mit einem Querschnitte versehene Sartorius zuweilen leise zuckte, wenn ich den Nervenhaken mit seiner Krümmung etwa 1 mm. vom Muskelquerschnitte und mit dem Ende entsprechend weiter entfernt auf die Innenfläche des Muskels setzte.

Einmal mit der Möglichkeit der Muskelerregung durch den Strom des ruhenden Nerven bekannt, wollte ich nicht versäumen die Experimente mit Froschnerven wieder aufzunehmen und es gelang mir nun wirklich die Zuckung zu erhalten, als ich statt eines Froschischiadicus, deren sechs, bei kleineren Sartorien, nur drei zu einem Bündel zusammengefasst oder so umgebogen verwendete, dass jeder Nerv mit einem Doppelquerschnitte und dem Aequator eingeschaltet wurde. Der sich regende Verdacht, dass die dickeren Nervenbündel im Kreise keine andere Bedeutung, als die durch den verminderten Widerstand bedingte fänden, wurde durch stromlose Anlage der Bündel ohne Aenderung des Widerstandes widerlegt, nach welcher jede Reaction im Sartorius ausblieb. Hinsichtlich der zur Muskelerregung unwirksamen Anordnung ist das beim Olfactorius Gesagte zu wiederholen und hinzuzufügen, dass directe Anlage der Nervenbündel an den Muskel nicht exact genug ausführbar schien, um sichere Erfolge, die ich zwar für möglich halte, aber nicht erzielt habe, zu erwarten. Uebrigens waren die bei erfolgreicher Zu- und Ableitung durch Thonwalzen und Salzwasserschluss von den Froschnerven bewirkten Zuckungen stets schwächer, als die vom Olfactorius und ich muss im Allgemeinen rathen, um sie zu sehen, den Sartorius nicht direct mit dem Querschnitte gegen den Thon zu stemmen, sondern indirect mit diesem durch das früher S. 12 beschriebene Salzwassernäpfchen zu verbinden.

Wenn Etwas, so konnten die Olfactoriusversuche allenfalls die Hoffnung wieder beleben, vom gereizten Nerven secundäre

Wirkung auf andere Nerven zu erhalten; es schlug aber Alles, was ich versuchte, gerade so fehl, wie die früheren ausschliesslich auf Froschnerven gewendeten Bemühungen. Man wird es glauben, dass ich keine der dort erwähnten Einrichtungen und Abänderungen beim Olfactorius unversucht gelassen und dass mich nur Abneigung gegen Wiederholungen verhindert, jener vollkommen negativen Erfahrungen ausführlicher zu gedenken. Fast selbstverständlich ist es, dass ich ungeachtet der geringeren Wahrscheinlichkeit gern ein Uebriges gethan, um Das, was vom Olfactorius zum Froschnerven nicht gelang, zum Muskel wenigstens zu versuchen; doch kann ich darüber ebenso ohne Zusatz abschliessen, wie über zahlreiche nach *du Bois-Reymond*'s Vorgange, mit abgeschnittenen und gereizten Froschnerven am Sartorius vorgenommene Versuche. Höchstens hätte ich zu erwähnen, dass ein Froschsartorius an einen der viel dickeren Kopfnerven der Barbe, deren Erregbarkeit recht dauerhaft ist, gelegt, sich nicht rührt, wenn man den Nerven reizt.

In der Wirkung der Nerven auf den Muskel ist vor Allem der wichtige Umstand zu berücksichtigen, dass der motorische Nerv schliesslich ausnahmslos den Inhalt des Sarkolemms erreicht und berührt, niemals an seinem Ende durch die Hülle von der contraktilen Substanz getrennt bleibt, und in der natürlichen Anordnung mit keiner anderen Strecke auf den Muskel wirkt. Man musste sich fragen, ob Das nicht nachzuahmen sei, ob sich denn die directe Berührung des Sarkolemminhaltes mit nackten Nervenfasern durchaus nicht künstlich herstellen lasse. Vermuthlich wird man darauf wegen der raschen Veränderlichkeit der Schnittflächen, für welche *du Bois-Reymond* und *Hermann* schon so viele Beweise lieferten, verzichten müssen, aber ich habe Einiges, was bisher nicht berücksichtigt schien, dazu nicht unversucht lassen wollen. *Du Bois-Reymond* bemühte sich schon vergeblich einen Sartorius zum Zucken zu bringen, dem der frische Querschnitt eines ge-

reizten Nerven am ebenfalls unmittelbar zuvor hergestellten eigenen Querschnitte angeklebt worden; indess vernichtet der mikroskopische Anblick jener Schnittflächen wohl alle Hoffnung so zum Ziele zu kommen. Ein mit dem Rasirmesser hergestellter Nervenquerschnitt auf der ursprünglichen Unterlage sogleich und ohne Deckglas mit *Hartnack*'s Syst. 5 und einem starken Ocular betrachtet, zeigt deutlich die ungeheuere Mehrzahl der Fasern von dünnen Markkappen überragt, also mit einer Materie versehen, welche niemals das natürliche Ende des motorischen Nerven überzieht. Ausser diesen Schnittenden gibt es indess einige, sehr wenige freilich, an denen wirklich der Axencylinder frei herausragt und ich habe mehrfach zu erkennen vermocht, dass dies solche Fasern betraf, welche dicht vor einem Schnürringe der *Schwann*'schen Scheide abgeschnitten worden, Etwas, das ganz verständlich ist, weil der Axencylinder an solchen Stellen nach *Ranvier* wirklich markfrei sein kann, und weil das hinter dem Ringe liegende Mark durch die Einschnürung verhindert wird, an die Schnittfläche zu kommen. Was vom Axencylinder hervorragte, machte den Eindruck einer kurzen, leeren, ziemlich steifen Röhre, also eines Stückes der inneren Hornscheide; doch liess sich bei so ungünstiger Betrachtung nicht sicher urtheilen über dieses Détail, welches die Möglichkeit nicht ausschliesst, dass selbst die betreffenden sehr sparsamen Stellen am Nervenquerschnitte noch nicht die gewünschten Berührungsflächen wirklicher Axencylinder für den Muskel darstellten. Von dem Querschnitte des Muskels braucht nichts gesagt zu werden, als dass er eine Pilzkappe sehr veränderter Muskelsubstanz darstellt. Diese Uebelstände zu umgehen habe ich den Versuch gemacht das Nervenmark etwas steifer und den Muskelinhalt weniger veränderlich zu machen, und beide Querschnitte vor der Berührung mit Luft zu bewahren. Ich nahm desshalb die Durchschneidung mit vollkommen reinen, ungebrauchten Scheeren unter eiskaltem Salzwasser vor, indem

ich erst sehen wollte, ob solche Trennung der Continuität mit unmittelbar darauf folgender Wiedervereinigung den Uebergang des Erregungsprocesses in demselben Gewebe hindere. Zweifellos ist dies der Fall. Beim Muskel glückte das Durchschneiden und Wiederankleben fast so gut wie bei schwarzem Kautschuk, besonders wenn man ihn erst zusammenklappte und den First mit einem tiefen, raschen Schnitte traf; weniger gut und besser ohne vorherige Schlingenbildung ging es am Nerven. Ist das Ankleben glücklich erreicht, so kommt die grössere Schwierigkeit, da man die Präparate nicht unzerstört durch die Oberfläche der Flüssigkeit ziehen kann; zuweilen gelang es mir sie nach möglichst raschem Abheben des Salzwassers auf dem ebenen Boden der Schale in dem für Reizungen geeigneten Zustande zu finden, indess doch erst nach einer Frist, die bedenklich gewesen sein konnte. Ich will daher auf den Mangel des Erfolges hier weniger Gewicht legen, als auf die vergeblichen Versuche die Reizung unter dem Flüssigkeitsspiegel durch die Schnittflächen übertreten zu lassen. Das letztere konnte nämlich ganz gut probirt werden, indem man nur die eine Hälfte jedes Doppelpräparates, beim Schenkel ein Stück des Plexus sacralis bis in einiger Entfernung vom Schnitte herausfischte und die trocken gelegten Antheile reizte. An dem kurzen Muskelende war der Stromschleifen wegen electrischer Reiz unmöglich, so dass ich mich mit Scheerenschnitten als Reizmittel begnügen musste, während beim Nerven kein Hinderniss für irgendwelche Reizung bestand. Der Erfolg aller dieser Bemühungen war wieder negativ, am Schenkel sogleich unzweifelhaft null, am Muskel oft nicht zu beurtheilen, weil der zuckende Antheil den anderen von sich stiess, oder von vornherein bestehendes fibrilläres Zucken in beiden Hälften nicht zu dämpfen war. Indess konnte ich mich in manchen Fällen, wo diese Missstände fortblieben, überzeugen, dass die einmalige Continuitätstrennung alles Uebergleiten der Erregung vollkommen verhindere. Leider liess sich

die früher genannte alkalische Salz-Phosphatlösung hier nur bei den Nerven, wo sie auch nicht half, anwenden, da sie den Muskel zu unruhig machte. Nach diesem Ausfalle war von der übrigens recht schwierig herzustellenden Verklebung der Nerv-Muskelquerschnitte so wenig mehr zu erwarten, dass ich dieselbe nach den ersten Misserfolgen auf sich beruhen liess. Nur das kostbare Material einiger Hechtsolfactorii habe ich noch daran gewendet, indem ich dieselben mit möglichst kleinen Froschsartorien auf die genannte Weise in Verbindung setzte, ein unbequemer Versuch, da sichere Reizungen nur an den centraleren, $^2/_3$ der Länge des Nerven vom Lobus bis zum Riechorgan einnehmenden Antheilen anzustellen sind; das Verfahren ergab so wenig Effecte am Muskel, wie nach *du Bois-Reymond*'s Weise in Luft vorgenommene Berührungen. Endlich versuchte ich noch dem Riechnerven durch Zerreissen und durch vorsichtiges Zerfasern mit Nadeln ein pinselförmiges Ende zu geben, das ich sofort auf den eben angelegten Muskelquerschnitt schleifte, gelegentlich auch an ein schmales gut erregbares, aus dem Sartorius abgefasertes Bündel schmiegte; doch blieb dies Alles ohne Erfolg, wenn ich den disponiblen Antheil des grauen Nerven den verschiedensten Reizen (Inductionsschlägen, Glycerin oder NaCl) unterwarf.

III. Histologische Untersuchungen.

Das physiologisch experimentelle Beweismaterial electrischer Innervationshypothesen steht nach der gegebenen Zusammenstellung früherer und jetziger Erfahrungen auf so schwachem Grunde, dass es an der Zeit war, zu erneuten histologischen Untersuchungen der motorischen Nervenendigung zurückzukehren. Nach *du Bois-Reymond*'s „modificirter Entladungshypothese“ sollte eine einzige markfreie Nervenfaser, (von welcher wir nun wenigstens Längs-Querschnittsstrom und negative Schwankung annehmen dürfen), allen Anforderungen zur Erregung einer Muskelfaser ge-

nügen und bei der weiter vorausgesetzten Umbiegung ihres Endes gegen den contraktilen Cylinder auch die Beschränkung der Erregung auf die zugehörige Muskelfaser erklären. Wesshalb die bedeutende Schwankung des Stromes eines starken Froschnerven Polarisation oder Widerstand des dünnen Sarkolemms einiger Dutzend Muskelfasern nicht überwinde und den Muskel trotz günstigster Anlage nicht errege, Das liess die von so mächtiger Wirkung einfacher Ableitung der Schwankungswelle einer Nervenfaser ausgehende Hypothese so unaufgeklärt, wie die Nichtexistenz secundärer Nervenwirkung überhaupt. Zum Theil wohl aus diesem Grunde gab ihr *du Bois-Reymond* den Zusatz der Forderung unmittelbarer Berührung des marklosen Nerven mit der contraktilen Substanz und er hatte dabei den Vortheil Etwas zu verlangen, das schon gewährt war[1]). Indess wird damit der vorwiegend electrische Charakter der Hypothese, die alsdann weniger eine Entladungshypothese als eine chemische heissen müsste, hinfällig; denn wie kann man sagen, es liege electrische Wirkung auf den Muskel vor, wenn kein zwischengeschobener, für die Reizung

---

[1]) Ich kann bei dieser Gelegenheit nicht umhin, Einspruch zu erheben gegen *du Bois-Reymond*'s Darstellung der histologischen Grundlage seiner Hypothese. S. 728 II. der Ges. Abhandl. sagt der Verfasser: *„Ich gehe von der Annahme aus, die sich auf die Beobachtungen der HH. Babuchin, Engelmann, Krause, Rouget, Trinchese u. A., sowie auf das Verhalten bei Amphibien stützt, für die ich aber keine Verantwortung übernehme, der motorische Axencylinder löse sich in der Endplatte in Terminalfasern auf, die an der Muskelfaser enden.“* — während er bis S. 730 in Wort und Bild nichts Anderes darstellt als die von mir lange vor den Veröffentlichungen der genannten Autoren gefundenen, intramuskulär endenden Axencylinder des Frosches (freilich ohne Endknospen und mit einem von Niemanden beobachteten umgebogenen Ende versehen). Zur Wahrung historischer Gerechtigkeit muss hier bemerkt werden, dass von *Babuchin* gar keine besonderen Untersuchungen über motorische Nervenendigung vorliegen, wohl aber gelegentliche Aeusserungen der Zustimmung zu *Krause*'s, von *du Bois-Reymond* selbst überall beanstandeten Beschreibungen, nach welchen es überhaupt keine hypolemmalen Nerven der Vertebraten giebt; ferner dass *Engelmann*

chemisch indifferenter Leiter den Vorgang zu übertragen vermag? Und auf die Bedeutsamkeit der unmittelbaren Berührung deutet Alles, deuten meine von so vielen Seiten bestätigten Befunde des Durchtrittes der Nervenfaser durch das Sarkolemm, sowie meine von *Ranvier* jüngst mit so besonderem Nachdrucke wiederholten Angaben und ausgedehnten Beobachtungen über den Verlust der Markscheide gerade an jener Stelle, und deutet nicht zum Wenigsten die Fruchtlosigkeit unserer Bemühungen von Tausenden gereizter, markloser Nervenfasern auf die Querschnitte einiger Muskelfasern zu wirken, wo die hindernde Zwischenschicht sowohl am Nerven, wie am Muskel nur minimal sein konnte, und wahrscheinlich schmäler als das dünnste Sarkolemm war. Das Hinderniss dieser zarten Schichten nur in Polarisation, unter Ausschluss chemischer, dem electrischen Vorgange auf dem Fusse folgender Erregungsprocesse zu sehen, ist unthunlich, weil solche Polarisation doch durch Summirung der electrischen Wirkung überwindbar sein, und sich andrerseits als Hinderniss für die secundäre Erregung vom Muskel aus geltend machen müsste. Ich sehe nicht, wie man über das thatsächliche Verhalten des Nerven zum Muskel, oder dieses zu jenem, oder eines Nerven zum andern, anders ins Klare kommen könne, als indem man der neuroelectrischen Schwankungswelle die Fähigkeit der myoelectrischen abspricht auf irgend ein irritables Gewebe erregend zu wirken, und ihr dieselbe nicht eher zuschreibt, als bis sie selbst nach Form und zeitlichem Verlauf erheblich ver-

---

den motorischen Nerven zwar mit mir durch das Sarkolemm treten, aber nicht distinct enden, sondern continuirlich in die contractile Substanz übergehen lässt, während *Rouget*, ausser bei den Insekten, jegliche Fortsetzung des Axencylinders in Gestalt hypolemmaler Fasern oder Astwerke leugnete; endlich dass *Trinchese*, gewiss fern von aller Uebereinstimmung mit *du Bois-Reymond*'s Annahmen, die intramuskuläre Endigung bei Torpedo als netzförmig, mit gangliösen Anschwellungen und mit terminalen wahren Ganglienzellen versehen beschrieb.

ändert, oder durch besondere Vorkehrungen dafür verwendbar geworden ist.

Bei dieser Sachlage musste ich mich wieder meiner ältesten Erfahrungen über Form und Verlauf der hypolemmalen Axencylinder des Frosches und der Amphibien und der davon so merkwürdig abweichenden Nervenendigung bei allen andern Wirbelthieren, denen Nervenhügel mit Platte und Sohle zuzuschreiben sind, erinnern und mir von Neuem die seit vielen Jahren erwogene Frage vorlegen, wie weit unter solchen Differenzen eine Gemeinsamkeit der Anordnung, die doch vorauszusetzen ist, wenn die Innervationsweise des Muskels vom Amphibium zum Reptil nicht grundverschieden sein soll, gehe, oder welche Reduction möglich sei, um das Gesetz des peripheren Innervationsorganes festzustellen. Vorsichtiger Weise war ich früher nicht über die drei Sätze hinausgegangen: 1) der Nerv tritt durch Sarkolemm und Markscheide, 2) er berührt an einigen Stellen die Muskelsubstanz direct ohne sich in sie einzusenken, 3) er bildet eine den contraktilen Cylinder nur theilweise umfassende, nach dem Principe der Oberflächenvermehrung auf kleinem Raume zusammengedrängte Ausbreitung, aber es schien darunter ein wesentlicher, alsbald näher zu erörternder, zum dritten Satze gehöriger Umstand nicht mit einbegriffen. Später machte *Fischer*[1]) den Versuch, das Wesen aller motorischen Nervendigung in einem Ausdrucke zusammenzufassen und glaubte dies zu erreichen, indem er dieselbe als kolbenförmig oder Anschwellungen darstellend bezeichnete, was ich für vollkommen verfehlt halten muss, weil eben die hypolemmalen Endfasern einiger Amphibien, die mitzubezeichnen gerade die Aufgabe war, nicht kolbenförmig, sondern stumpf zugespitzt enden.

Die folgenden histologischen Untersuchungen beziehen sich nur auf Muskeln der Wirbelthiere, da es viele Gründe gab, die

[1]) Arch. f. mikroscop. Anat. XIII. S. 365.

Wirbellosen einstweilen unberücksichtigt zu lassen. *Eimer*'s und *Kleinenberg*'s Beobachtungen über sog. Neuromuskelzellen bei Beroë und Hydra lassen zwar hoffen, dass das letztere Gebiet die Innervationsfrage der Muskeln in vielen Beziehungen aufklären werde, es liegt aber in der Uebertragung der Befunde von den niederen Entwicklungsstufen auf höhere auch eine Gefahr, der wir so lange ausgesetzt bleiben, als der Gegenstand nicht erschöpfend durchforscht ist. So ist, um nur Eines anzuführen, die Möglichkeit vorhanden, dass die im Sinne eines Muskels verwendbare contraktile Masse einfachster Art wirklich nur stellenweise contraktil, an andern Stellen bloss leitend sei und dass nervöse Substanz vor einer gewissen Stufe der Differenzirung continuirlich in die contraktile übergehe, oder wenn man will leitende Substanz am einen Ende die Zuthaten erhalte, die sie ausserdem noch contraktil machen. Man stelle sich vor, die *Kleinenberg*'schen Beobachtungen seien vor den meinigen entstanden und man wäre über den Befund des Ueberganges der Nervenhülle in die des Muskels, nebst der Thatsache des scharfen Absetzens der Markscheide nicht hinausgekommen, dann würde sicherlich heute allgemein angenommen, der Nerv verfliesse überall so mit der Substanz des Muskels, wie es *Engelmann* noch lange nachher sich dachte. Bei den Wirbellosen ist nun im Allgemeinen das unmittelbare Zutreten der Nerven zum Muskel, auch wo es ein Sarkolemm gibt, unter Verschmelzung dieses mit der Nervenhülle sammt dem Uebergange eines hypolemmalen Antheils der leitenden Fasern zur contraktilen Substanz besonders leicht nachzuweisen, (wie ich sehe, schon im Jahre 1854 vor mir von *Mayer* erkannt[1]), aber die eigentliche Endigung der Nervenfaser noch sehr wenig bekannt und da ich keine Hoffnung hatte diese schwierige Frage zur Zeit wesentlich fördern zu können,

---

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1854. S. 214.

so habe ich die Untersuchung der Muskelinnervation bei den Wirbellosen einstweilen verschoben.

Unter den Wirbelthieren schienen besonders die Amphibien ausgedehnterer Untersuchungen bedürftig. Ich hätte zwar gern die Arbeit bei den Fischen begonnen, stand aber davon ab, als ich die mir aus früherer Zeit bekannten Schwierigkeiten der Untersuchung durch Herrn *Borel*, der die Fischmuskeln im hiesigen Laboratorium mittelst der neueren Goldmethoden bearbeitete, nicht überwunden sah. Andern Beobachtern scheint es damit bis jetzt nicht besser gegangen zu sein, da in neuerer Zeit Keiner der erfreulich zahlreichen Bearbeiter des Gebietes der Fische wieder erwähnt, abgesehen von den Rochen, deren motorische Nervenendigung seit *Trinchese*'s Arbeiten schon länger bekannt war. Unsere Hoffnung bei den Stören, die wir hier lebend haben konnten, ähnliche Verhältnisse, wie bei den Rochen zu finden, wurde getäuscht, da Herr *Borel* daran nur auf Bilder stiess, wie bei den Knochenfischen und nirgends die mir von Raja bekannten, leicht zu findenden, grossen Endplatten antraf.

Bei den Amphibien kam es zunächst sowohl auf das feinere Détail der ganzen Nervenendigung, als auf die Formen des hypolemmalen Geästes, oder auf Verlauf und Verzweigungs w e i s e der marklosen Endfasern, durch Vergleichung möglichst zahlreicher darüber belehrender Präparate an. Keine bessere Methode wüsste ich dazu vorzuschlagen, als die von *Cohnheim* mit so vortrefflichem Erfolge auf Muskeln eingerichtete Versilberung, der vor einigen Jahren das Glück zu Theil wurde, nur für historisch interessant erklärt zu werden[1]), in der Histologie bekanntlich die glänzendste Prognose, seit *Henle*[2]) *Virchow*'s Bindegewebszellen wesentlich historische Bedeutung zuschrieb. Weshalb

[1]) *J. Gerlach:* Das Verhältniß der Nerven zu den willkürlichen Muskeln u. s. w. Leipzig 1874.

[2]) *Canstatt*'s Jahresber. 1855.

Gerlach mit der Methode nicht zu Stande kam, wurde von *Aug. Ewald* gezeigt: es ist wichtig, die versilberten Muskelfasern erst in die Säure-Glycerinmischung zu legen, nachdem sie zuvor in Wasser am Lichte so dunkel geworden sind wie möglich und ferner von Bedeutung, die Anquellung unter dem leichten Drucke des Deckglases eintreten zu lassen, indem man die Säure langsam vom Rande desselben her zudringen läßt. Da die Erfahrung zeigt, welchen Einwänden derartige Methoden zu begegnen haben, die so oft nur von der Unlust der Vorgänger minutiöse, nach langem erfolgreichen Gebrauche anscheinend selbstverständliche Détails ausführlich zu erwähnen, provocirt sind, muss ich mir auch noch ein Wort über das *Cohnheim*'sche Verfahren gestatten. Ich schwenke die schon möglichst isolirten Muskelfasern erst durch 0,5 pCt. NaCl-lösung, dann einen Augenblick durch destillirtes Wasser, hierauf in Silberlösung von 1:1000, endlich wieder in Wasser. Bündel, welche dabei nicht gehörig in ihre Fasern auseinandergehen, sind nur zu besonderen Zwecken brauchbar; bringt es der Zufall, daß eine Anzahl parallel verklebter Fasern an den Oberflächen mit Nervenenden versehen war, so erhält man vortreffliche Situspräparate, während gar nichts von Nerven darin zu sehen ist, wenn diese sich zwischen den Verklebungsstellen befinden. Da es besonders Gefässe sind, welche das Lockern der Muskelfasern verhindern, so hat man auch Gelegenheit, den Gang der Silberimprägnation unter solchen fest über das Sarkolemm gezogenen Bedeckungen zu verfolgen. In der Silberlösung schrumpfen die Muskelfasern bekanntlich unter unregelmässigen Drehungen anfänglich stark und weiterhin wieder etwas während des Liegens in Wasser am Lichte, um so mehr, je dunkler sie dabei werden: der sublemmale Silberniederschlag bildet dabei einen mit stark nach innen einschneidenden Längsfalten versehenen Mantel, an welchem vielfach auch Querrunzeln vorkommen, die sich etwas in die Muskelscheiben hineindrücken. Tritt die genannte Säure-

mischung zu diesen Präparaten, so quellen sie nur soweit, als die Elasticität des faltigen Silbermantels, der eine wirkliche Niederschlagsmembran ist, es gestattet und bis zu einem Grade, der erstaunliche Uebereinstimmung mit dem Querdurchmesser frischer in Salzwasser oder Lymphe untersuchter Froschmuskelfasern, die kaum von Contraktur befallen sind und regelmässige, breitere Querstreifung haben, herstellt. Man kann zwar nicht gut dieselbe Muskelfaser vor und nach der Behandlung messen, als ich aber die Contouren einer Anzahl frischer Muskelfasern und solcher von Silberpräparaten, die ich zur weiteren Untersuchung für die zuverlässigen halte, mit dem Zeichenprisma copirte, konnte Niemand mir sagen, welche Zeichnung die einen oder die anderen darstellte. Es gehört dazu wohl eine gewisse Dicke oder Farbentiefe des Silbermantels, aber noch Etwas, worauf es vorzugsweise ankommt: die Muskelfaser soll an mehreren Stellen torquirt, abgeknickt oder sehr lang sein, während der braune Mantel keine erheblichen oder zahlreichen Risse haben darf. Von welcher hautartigen und elastischen Beschaffenheit der Mantel sei, sieht man an allen Enden der Muskelfasern, wo er sich oft zu einem mehrschichtigen, ringförmigen Bande zurückrollt, oder an seitlichen Rissen des Sarkolemms, da er nach Entfernung dieser äusseren Schutzbinde dem Drucke des quellenden Muskelinhaltes nachgiebt und nun zu einer seitlichen, kreisförmigen Bruchpforte aufplatzt, deren Rand wieder von einer eingerollten, dunklen Haut gebildet wird. Abgeknickte oder hier und da torquirte Fasern haben den Vortheil, dem quellenden Muskelinhalte nirgends einen Ausweg zu gestatten und in den glatten Zwischenräumen Muskelfasern von nahezu natürlicher Dicke darzustellen, deren weisse Nervensilhouetten auch kaum breiter eingeschnitten sind, als der Breite frischer hypolemmaler Nervenfasern entspricht. An solchen Präparaten geben Sarkolemm und Silbermantel allerdings nach längerem Liegen nach, während die Fasern sich unter

dem andauernden Drucke des Deckglases abflachen: die weisse Nervenzeichnung wird dann zu breit, weil sich die Lücke in der Silberschicht ausweitet, und der ganze Silbermantel wird in der Weise ausgereckt, dass er zahlreiche, den Querstreifen und häufig selbst den Längsgrenzen der Fleischprismen entsprechende, hellere Linien bekommt und zum Abbilde der feineren Structur des Muskels wird. In diesem Stadium können sich auch unnatürliche und trügerische Zeichnungen am Rande der Nervensilhouette entwickeln, die ich Pseudosilhouetten nennen will: Einrisse des Silberfutters unter dem Sarkolemm, in Gestalt kurzer, ein und mehrere Male rechtwinklig geknickter Aeste mit einer dem hypolemmalen Nerven zugewendeten Wurzel. Man muss diese an den feineren, davon ausgehenden, mit der Muskelquerstreifung parallelen Linien kenntlichen Kunstproducte haben entstehen sehen, um hier richtig deuten und dieselben von der anderweitig aus frischen oder vergoldeten Präparaten bekannten Nervenendigung trennen zu können. Zur dauernden Conservirung versilberter Muskeln pflegen wir die Präparate mit dem Deckglase ganz in Wasser zu versenken, dieses nach und nach durch Alkohol zu verdrängen, auf dieselbe Weise den Alkohol mit Terpentinöl, das letztere durch Balsam oder Dammarlack zu ersetzen, bei welchen Behandlungen Objectträger und Deckgläser gar nicht berührt oder aus der Lage gebracht und erst am Ende behutsam abgeputzt werden dürfen. Manches Präparat schrumpft dabei freilich zu sehr, es ist uns jedoch gelungen, viele in so gut wie völlig unveränderlichem Zustande zu fixiren, an welchen das Bild des Innervationsortes zwar nicht so elegant, wie an Fasern des Frischvolumens, die Einzeltheile aber bedeutend besser zu untersuchen sind, als an direct aus der Silberlösung kommenden, ungesäuerten Objecten.

Gegen die Silbermethode ist vor Kurzem von *Ranvier* eingewendet, sie lasse ausser den hypolemmalen auch die epilem-

malen Nervenfasern weiss auf dunklem Grunde hervortreten und beweise desshalb nichts bezüglich der Orientirung der einen oder anderen zum Sarkolemm. *Ranvier* wird sich inzwischen überzeugt haben, dass er nur berichtete, was *Cohnheim* lange vor ihm sogar abgebildet hatte und jetzt einsehen, dass er etwas zu Selbstverständliches betont habe, denn Was kann klarer sein, als dass eine der Muskelfaser angeschmiegte **mark**haltige Nervenfaser dem Hindringen des Silbersalzes an die Unterlage fast unüberwindliche Hindernisse entgegenstellt? Der Schwerpunkt der Argumentation, gegen die gekämpft wurde, liegt gar nicht in diesem Verhalten, sondern darin, dass der Silbermantel an Stellen fehlt, wo sich keine markhaltigen Nerven befinden, sondern marklose, von denen man Verhinderung des Silberniederschlages nicht verstände, wenn sie dem Sarkolemm aufgelagert wären, während man die Sache sehr gut versteht, wenn sich dieselben als Einlagerungen an dem Orte und als Ausschnitte in dem Materiale, das zur Entstehung der Silberfällung nöthig ist, also unter dem Sarkolemm befinden. Hätte *Ranvier* dies beachtet, so wäre ihm ein anderer Umstand nicht entgangen, der gewiss von Bedeutung ist, und den ich deshalb gerne nachtrage. Unter äusseren Auflagerungen, welche das Zudringen der Silberlösung hindern und desshalb aus ganz anderen Gründen, als die hypolemmalen Fasern Lücken im dunklen Untergrunde lassen, wüsste ich ausser Fett, das aus ähnlichen Gründen, wie Nervenmark wirkt, keine dem Muskel angeschmiegte Dinge zu nennen, denn Blutgefässe jeder Art sind dazu völlig ausser Stande, womit ich natürlich nicht gesagt haben will, dass nicht Spuren der Gefässumschlingung nach absichtlich verkürzter Silberwirkung auf der Muskelfaser als weisse Bänder erscheinen könnten. Einen gewissen und höchst beträchtlichen Grad der Silberzufuhr vorausgesetzt, sieht man zu seiner Ueberraschung, dass derselbe gar nichts fruchtet, um die farblosen Ausschnitte am Innervationsplatze zu verwischen: es kann also die sublemmale Mantelsubstanz,

welche die vom Lichte reducirbaren Silberverbindungen liefert, weder zwischen Sarkolemm und hypolemmalem Nerven, noch zwischen diesen und der Muskelsubstanz vorhanden sein, ein für den Innervationsvorgang ersichtlich beachtenswerther Umstand. Wir pflegen zwar die zu versilbernden Muskeln vorher in Salzwasser zu tauchen und ich zweifle nicht, dass das NaCl an der Dicke, Consistenz und Färbung der erzielten braunen Haut Antheil habe, es ist aber nicht unumgänglich und wird ebenso wie zuweilen Serum, mehr aus technischen Gründen angewendet. Das Silberbild gewährt also noch aus ganz anderen Gesichtspunkten, als den anfänglich vorherrschend gewesenen, Interesse und ich glaube jene besonders Denen empfehlen zu dürfen, die der *Cohnheim*'schen Methode nicht bedurften, um die hypolemmale Lage der Nervenenden für bewiesen zu halten, ebenso wie Denen, welche gerne selber neue Beweise unter stillschweigender Benutzung der alten dafür liefern. Freunden von Bildern, die mit einfachster „*formule*“ beweisend zu demonstriren sind, darf ich dagegen rathen, solche völlig isolirten und gut abgeschwenkten Muskelfasern zu nehmen, an denen man Das sieht, was *Ranvier* seither gewiss auch zu sehen bekam, nämlich einen flottirenden markhaltigen Nerven und eine weisse Silhouette nachweislich markloser Fasern, deren Entstehung kein Abstreifen oder Schütteln zu hindern vermag.

Der Silbermethode gab ich für die jetzigen Zwecke den Vorzug, weil sie mir gestattete, bei den Amphibien in mässiger Zeit viele hundert Präparate der motorischen Nervenendigung verschiedener Individuen und aus den verschiedensten Muskeln zu gewinnen, und weil die Bilder mit wenigen Ausnahmen die ganze Nervenendigung in unübertrefflicher Klarheit so übersehen lassen, dass Einem nicht leicht etwas davon entgeht. Goldpräparate haben zwar vor frischen denselben Vorzug, man hat sich aber bis jetzt zu wenig geeinigt über die für Muskeln vortheilhafteste

Abänderung der bekanntlich ebenfalls von *Cohnheim* zur Aufdeckung feinster markloser Nervenfasern erfundenen Methode, und keine binnen Kurzem so häufig zum Ziele führende Technik dafür anzugeben gewusst. Der einzige Missstand, den ich in der Silbermethode finde, ist der, dass zuweilen in der abgewendeten Seite der Muskelfaser gelegene Nervenendfasern wegen zu starker Bräunung übersehen werden [1]); doch lässt sich Dem im einzelnen Falle begegnen.

Ueber die Ergebnisse der erneueten Untersuchungen am Frosche kann ich mich kurz fassen, da die Abbildungen (Taf. I, Fig. 1—10) mich längerer Beschreibung entheben. — Fig. 1, ausnahmsweise einem Goldpräparate von einer sehr starken, hier ebenso wie die Nervenendfasern geschrumpften Muskelfaser entnommen, mag durch die Gestalten des geschwärzten Geästes, dessen Wurzeln in einer quer laufenden, epilemmalen, markhaltigen Faser liegen, zur Controle der folgenden Silberbilder dienen.

Die Silberpräparate wurden im möglichst frühen Zustande, bei annähernd richtigem Quellungsgrade gezeichnet, doch mögen die hypolemmalen Fasern an einigen Stellen der Deutlichkeit wegen etwas zu breit ausgefallen sein. In den kürzlich angefertigten Objecten fand ich das Mark der epilemmalen Aeste, aus welchen die Nervenendbüsche bestehen, noch so wenig deformirt, dass ich seine Grenzen und im Allgemeinen auch seine Einschnürungen abzuzeichnen vermochte; ich habe es nur etwas dunkler berandet und die ihm zur Seite liegenden *Schwann*'schen Kerne fortgelassen, um dem Bilde mit den einfachsten Mitteln die grösste

---

[1]) Bei Fig. 8 Tafel I ist es mir so gegangen: als ich das Präparat mit doppelter Nervenendigung an einer Muskelfaser (aus dem Froschsartorius) in dem Zustande conservirte, den es heute noch zeigt, fand sich die schmälere Faser bei *C* gewendet und ich sah zu dem abgebildeten Geäste noch eine erfreuliche Ergänzung desselben, welche jetzt sammt dem ersteren erkennbar ist.

Klarheit zu geben; aus demselben Grunde wurde auch der braune Grund des weissen Musters nicht ausgeführt.

Um des Gröberen zuerst zu gedenken, hebe ich Fig. 2, 8, 10 hervor, welche das bekannte Vorkommen der Innervationsorte an benachbarten Stellen verschiedener Muskelfasern zeigen, wie es namentlich an den kurzen Fasern des Gastrocnemius in deren Mitte so leicht zu finden ist. Fig. 8 und 10 zeigen dasselbe vom Sartorius und hier handelt es sich in beiden Fällen nicht um mittlere, sondern etwa um an der Grenze der gesammten Nervenendigung befindliche Orte der Muskelfasern. Welchen Muskel man auch nehmen möge, immer wird man bemerken, dass ein aus einem kurzen Fleischstreifen durch Zerlegung in seine Fasern erhaltenes Object zur Hoffnung berechtigt mehrere Nervenendigungen zu finden, wenn man erst mal eine gefunden hat. Fig. 8 und 8*A* aus dem Sartorius stellt in *B* und *B'* eine und dieselbe stärkere Muskelfaser dar, mit zwei, wie man sieht recht reich verästelten Nervenendigungen. Ich würde kein Wort dem Widerspruche widmen, welchen meine leicht zu bestätigende Angabe, dass an den längeren Froschmuskelfasern auch zwei und mehr Nervenendigungen vorkommen, gefunden haben, und noch weniger des Einwurfes gedenken, dass dies auf Verwechselung mit Capillaren beruhe, wenn nicht *du Bois-Reymond* sich berufen geglaubt hätte demselben weitere Verbreitung zu geben. *Du Bois-Reymond* möge es sich sagen lassen, dass er sich nach jenem Citate nicht beklagen dürfte, wenn ihm einmal etwa *Budge*'s electrophysiologische Arbeiten entgegengehalten würden; sollten ihn einige Zeichnungen, die ich vor 18 Jahren von in Salpetersäure und Kaliumchlorat macerirten Muskeln veröffentlichte, zu seiner Assistenz in dieser Angelegenheit veranlasst haben, was ich übrigens nicht einmal glaube, so ist dazu zu bemerken, dass es sich dort um damals räthselhafte Dinge handelte, die ich aber durch die spätere Entdeckung der

„Muskelspindeln“ vollkommen aufklärte und zwar mit dem Nachweise, dass alle diese Figuren Nerven seien, was seither *Ranvier*, früher in seiner Art auch *Kölliker* bestätigte. Herr *Borel* und neuerdings Herr *Chittenden* haben auf meine Veranlassung viele Froschmuskeln wieder auf die mehrfachen Nervenendigungen durchsucht und namentlich in dem von mir aus naheliegenden Gründen immer bevorzugten Sartorius sehr häufig zwei, seltener drei, mehr als drei noch seltener constatirt, während sehr zahlreiche Nervenendigungen an einer Faser kürzlich wieder in *Tschiriew* einen Vertreter fanden, der die Amphibienmuskeln unter *Ranvier*'s Leitung untersuchte und darüber in den Compt. rend.[1]) berichtet, natürlich ohne zu sagen, dass die Thatsache vor ihm bekannt gewesen.

In Fig. 2 stellen *B* und *D* markhaltige Nervenfasern dar, deren hypolemmale Verästelung in nur einer Richtung dem Laufe der Muskelfaser folgt. Bei *B* verhinderte ein starker, auf dem Sarkolemm liegender Silberniederschlag, der bekanntlich öfter stört, die ersichtlich nur zum Theil zum Vorschein kommende Nervenendigung ganz zu erkennen, während der Reichthum des Geästes in *D* diesen Gedanken weniger aufkommen lässt. Indess begann auch hier die Unordnung im Präparate an der Stelle des rechten Randes der Zeichnung, so dass sich damit nicht sicher über das Vorkommen einseitiger Ausbreitung entscheiden liess. Es kann Zufall sein, aber ich habe an den allein entscheidenden, auf längere Strecken isolirten und vollkommen versilberten Muskelfasern dieses von anderer Seite schon behauptete Verhalten nicht gefunden.

Betrachtet man die ganze Reihe von Fig. 1—6 und 8—10, so fällt das trotz zahlreicher Modificationen immer wiederkehrende Bild unsymmetrischer Abgabelung auf, ein Bild, in solchem Grade charakteristisch, dass jeder Kenner des Objectes

[1]) Compt. rend. 22. Oct. 1878.

daran die Nervenendigung zu suchen gewohnt ist. Es sind die eigenthümlich, fast rechtwinklig abgeknickten Stäbe oder bajonettartigen Ansätze, die immer wiederkehren, und wenn man fast missrathene Präparate durcheinandergewälzter und verschlungener Muskelfasern, voll unbeabsichtigter schwarzer Auflagerungen und innen voll Risse und Lücken der seltsamsten Gestalt, vor sich hat, so findet man an Stellen, welche Andeutungen jenes Bildes bei schwacher Vergrösserung verrathen, beinahe unfehlbar einen markhaltigen Nerven in unmittelbarer Nähe. Wenn Einem der mikroskopische Anblick eines durch Diaphragmen eingeschränkten derartigen Bildes, an welchem weder Muskelsubstanz noch markführende Nerven kenntlich wären, gestattet würde, so könnte man ohne jede Gefahr widersprochen zu werden, erklären, dass die motorische Nervenendigung eines Amphibiums vorliege und ich bin jeden Augenblick im Stande an *Gerlach*'s Abbildungen misslungener Silberpräparate, die ihren Autor so hart gegen *Cohnheim*, wie vergesslich gegen *Henle*'s Erfahrung werden liessen, die Stellen zu bezeichnen, welche wirklich Nervenendigungen entsprechen.

Bevor ich zu weiteren Erörterungen der genannten Verästelungsweise übergehe, habe ich über die Endigung bei den nächsten Verwandten des Frosches zu berichten, von denen mir Triton cristatus und Salamandra maculosa in hinreichender Menge zur Verfügung standen. Die Versilberung gelingt hier nicht so leicht, einestheils weil die Muskelfasern durchschnittlich feiner und darum schwerer zu isoliren sind, so dass man sich in den meisten Fällen begnügen muss, Bündel mehrerer zugleich in das Silberbad zu bringen, andrerseits weil die epilemmalen Nerven zarter und die hypolemmalen vergänglicher, d. h. schneller veränderlich im Absterben sind. Das Letztere ist namentlich beim Salamander der Fall und ich habe versucht es durch Fig. 11 *A* und *B*, die im Stich leider etwas zu derbe ausgefallen sind, wiederzugeben. *A* stellt eine Endigung im Profilbild dar an

einer isolirten in NaCl von 0,5 pCt. liegenden Muskelfaser aus dem Hinterbeine, wie es sofort nach der Herrichtung (vielleicht schon etwas verändert) gefunden wurde, *B* den Anblick nach etwa 10 Minuten; wie man sieht hat sich die hypolemmale Endfaser zu einer Reihe aufgetriebener, blasiger Bildungen umgewandelt. Später weicht dieses Bild einem anderen, indem die Faser in lauter von einander getrennte Kugeln und unregelmässige Abschnürungsformen oder Klumpen übergeht, von denen sich oft eine Menge kleinerer seitlich loslösen oder als kleine Buckel, Wärzchen oder Kügelchen vorstülpen. Bei Triton entwickelt sich dieselbe Veränderung etwas später und nicht immer so mächtig, aber bei der Silberbehandlung doch oft in solchem Grade, dass die Zeichnungen denen der Salamandermuskel fast vollkommen gleichen. Ich zweifle kaum, dass durch diesen Vorgang auch die von *Tschiriew* von vergoldeten Salamandermuskeln erwähnten kleinen Auswüchse und Körnchen, an den hypolemmalen Nerven entstanden waren und kann den Wunsch nicht ganz unterdrücken, dass eine ähnliche Bildung, welche *Ciaccio* in Gestalt kurzer Nägelchen, an der freien Fläche vergoldeter electrischer Platten bei Torpedo fand, auf ihre Präexistenz von Neuem geprüft würden.

Durch dieses Verhalten erklärt sich jetzt das ganz eigenthümliche, unterbrochene Silberbild der Nervenendigung dieser Thiere, das ich beim Salamander (vergl. Tafel I, Fig. 12, 13, 14 u. 15) immer, beim Triton sehr häufig fand. Da es sich dabei um etwas Künstliches handelt, gebe ich vom Triton nur Fig. 11, welche natürlichere Verhältnisse darstellt. Im Voraus mache ich bei dieser Abbildung auf die Aehnlichkeit bezüglich der Verästelung mit der des Frosches und zugleich auf die zwar nicht immer, aber nicht selten vorkommende Abweichung aufmerksam, welche in der bogenförmigen Krümmung einzelner Aeste und dem Hinneigen der Enden des Bogens gegen die ge-

streckteren desselben nächsten Ursprunges besteht. Ist mit der Versilberung bei Triton nach dem Ablösen der Muskelstreifchen zu lange gewartet, so sieht man nichts mehr von continuirlichen farblosen Bändern in dem braunen Grunde, sondern nur Reihen unregelmässiger, heller Stücke, von eckiger oder wenig abgerundeter Form. Man lernt diese an der Gestalt, der Aufreihung und an der Anordnung der Reihen bald ebenso zum Führer nehmen, wie die vorhin geschilderten charakteristischen Formen des Frosches und daran den Ansatz der epilemmalen Fasern finden. Ausser diesen farblos ausgesparten Figuren kommen beim Triton noch höchst merkwürdige, einen Theil der hart unter dem Sarkolemm liegenden Muskelkerne umgebende oder davon ausgehende Zeichnungen vor, gewiss derselben Art, wie die von *Aug. Ewald* beim Frosche gefundenen, aber von derselben Ausdehnung und ebensolchem Reichthume der Verästelung, wie sie *Ciaccio* in den Muskeln von Torpedo abbildet. Diese ganz anders als hypolemmale Nerven zur Muskelaxe verlaufenden Ausstrahlungen können mit den hypolemmalen Nervenendfasern nicht verwechselt werden, weil die Verzweigung viel zu reich ist, an den Theilungen sehr zierliche dreieckige Knötchen enthält und die Gebilde sich überhaupt selten in die Nähe des Innervationsortes erstrecken, obwohl ihre Aeste zuweilen nach Millimetern zu messen sind. Bei Salamandern kommen dieselben Zeichnungen, jedoch spärlicher und von viel geringerer Ausdehnung vor.

Mit den Endbüschen des Frosches verglichen ist die Verästelung der praeterminalen und epilemmalen, markhaltigen Fasern bei den geschwänzten Batrachiern sehr vereinfacht und arm. *Engelmann*'s[1]) Angaben darüber fand ich durchaus bestätigt: das Zutreten einer einzigen, ausserhalb des Sarkolemms ungetheilt bleibenden Nervenfaser ist durchausnicht selten (vergl. Fig. 11,

[1]) *W. Engelmann*, Unters. ü. d. Zusammenhang von Nerv- u. Muskelfaser. Leipzig 1863. S. 23.

14 u. 15) und diese verläuft in der Regel fast rechtwinklig zur Muskelfaser. In andern Fällen scheint der dunkelberandete Strang nur ungetheilt, lässt aber in seinem fast ein Drittheil des Muskelfaserumfanges angeschmiegten Verlaufe kurze, seitlich abzweigende, markführende Aestchen als Wurzeln der nächsten winklig abgehenden, hypolemmalen Fasern erkennen (Fig. 12). Dass die epilemmalen Fasern bei Salamandern schon marklos werden, wie *Engelmann* angibt, habe ich nicht gesehen, doch ist die Markscheide hier selbst an dickeren Fasern auffallend dünn, in den feinsten begreiflich so zart, dass sie zur Zeit als man die OsO_4 noch nicht verwendete, leicht übersehen werden konnten, und ich gebe zu, dass die Entscheidung darüber selbst an sehr frischen Silberpräparaten nicht immer möglich ist; dagegen habe ich Schwärzung oder Graufärbung an OsO_4-Präparaten niemals vor dem Punkte vermisst, wo der Nerv in den wenig weiter vom letzten Theilungswinkel beginnenden, mit der Muskelfaseraxe fast parallel verlaufenden, hypolemmalen Antheil überging. Dass der letztere breiter ist, als beim Frosche, hat ebenfalls *Engelmann* schon richtig angegeben.

Da die hypolemmalen Nerven noch manche Theilungen eingehen können, wäre die Complication des epilemmalen Endbusches noch nicht maassgebend für die des hypolemmalen Geästes, es scheint aber überall einige Abhängigkeit dieses von jenem zu geben, denn die Verhältnisse der hypolemmalen Ausbreitung werden ersichtlich um so complicirter, je mehr Theilungen, gleichviel ob mit sehr kurzen oder längeren Aesten, nahe vor dem Uebergange durch das Sarkolemm zu finden sind: so ist es auch bei allen Wirbelthieren mit Nervenhügeln, deren Platten unter denselben Umständen labyrinthischer werden, unter den Amphibien so bei den Fröschen gegenüber den geschwänzten Batrachiern.

Die erfreulichste Vereinfachung des motorischen Endorgans fand ich bei Salamandra in dem vollständigen Mangel der End-

knospen, denen man auch bei Triton, wo sie ziemlich klein sind, nicht in solcher Menge begegnet, wie beim Frosche. Die wahrscheinlichste Ansicht über das Herkommen dieser Gebilde dürfte von *Engelmann* ausgesprochen sein, der sie für die restirenden Kerne der ehemaligen Bildungszellen des peripherischen Antheiles der Nervenfaser erklärte. Begreiflich wurden dieselben von Anatomen, die nur epilemmale Nerven kannten, für die Scheidenkerne marklos gewordener Nervenfasern gehalten, wie aber andere Forscher zu der nämlichen Auffassung kamen, welche meinen Befund hypolemmaler Fasern bestätigten, war nur zu verstehen, wenn man die *Schwann*'sche Scheide mit unter das Sarkolemm treten liess oder eine genau dem hypolemmalen Faserverlaufe folgende Längshälftung des Scheidenrohres annahm. Ausser *Trinchese*, der gegen das erstere kein Bedenken fand, hat sich Niemand über diese Voraussetzungen eingehender ausgesprochen, und wenn *Ciaccio* eine derselben *Ewald* zuschreibt, so ist dies ein Missverständniss. *Ranvier* scheint der von *Trinchese* bei Torpedo angenommenen Umhüllung der hypolemmalen Platte mit kernhaltigen Scheiden folgen zu wollen, indem er sog. „noyaux de l'arborisation“ auch an das nervöse Plattenlabyrinth der Nervenhügel verlegt, womit dann consequenter Weise der Gedanke, dass die Endknospen des Frosches dem die Fortsetzung der *Schwann*'schen Scheide bildenden Sarkolemm angehörten, aufgegeben wäre. Ich habe mich über die Endknospen um so eher in demselben Sinne wie *Engelmann* äussern können, als ich daran in günstigen Fällen (junge Frösche sind dazu besonders zu empfehlen) den festen Zusammenhang mit dem Axencylinder nachgewiesen hatte und darf diese Bildungen gegenwärtig für um so verschiedener von allen *Schwann*'schen Kernen erklären, als mir Herr *Chittenden* kürzlich Macerationspräparate vorlegte, an welchen die letzteren sich erhalten zeigten, während die zugehörigen hypolemmalen Nervenfasern sammt den Endknospen vollständig verschwunden waren.

Herr *Chittenden* wird darüber bald selber eingehend berichten und zeigen, dass man durch successive Behandlung isolirter Muskelfasern mit OsO_4, Alkohol und Trypsin leeres Sarkolemm mit einmündenden Nervenröhren erhält, welche nur noch aus *Schwann*'schen Hüllen, den Hornscheiden und geschwärzten Markscheiden bestehen.

Da die Endknospen nicht in, sondern an den hypolemmalen Endfasern liegen, so ist nicht ausgeschlossen, dass sie im entwickelten Zustande doch einer Hülle, nicht der Axencylindersubstanz zuzurechnen sind, nur wolle man dabei nicht vergessen, dass dies eine Art Scheide wäre, welche innerhalb der inneren Hornscheide oder Axencylinderscheide *Remak*'s und *Kuhnt*'s liegt und welche die einzige ist, von der an hypolemmalen Nerven die Rede sein könnte. Es ist hier nicht der Ort über diese Scheide (Axolemm), deren Existenz ich jetzt für erwiesen halte, eingehendere Erörterungen zu pflegen, aber ich muss darauf aufmerksam machen, dass wir genöthigt sind, die an vielen marklosen und sonst scheidenlosen blassen Nervenfibrillen vorkommenden Kerne (in der Harnblase, der Cornea u. s. w.) entweder in eine derartige Scheide oder doch in eine Rinde des Axencylinders zu verlegen, wenn wir nicht annehmen wollen, die leitende Faser sei durch sog. Nervenkerne jedesmal substantiell unterbrochen.

Welches Interesse die Endknospen nach Bau und Entwicklung in Anspruch nehmen mögen, so kann doch von ihnen hinsichtlich des Innervationsvorganges der Muskelfaser abgesehen werden, weil wir nun ausser den Endplatten in Nervenhügeln eine Nervenendigung mit hypolemmalen Fasern höchster Aehnlichkeit mit der des Frosches bei dem diesem nahe verwandten Salamander kennen, die frei von Endknospen ist. Daraus ist der wichtige Schluss zu ziehen: es gibt motorische Nervendigungen, welche bloss aus markfreien und kernlosen, direkt und ohne jedes Zwischenglied zwischen Sarko-

lemm und contraktilem Gewebe gebetteten Endfasern bestehen. Wir werden also den eigentlichen Innervationsapparat nur in diesem Theile der Nervenendigung zu suchen haben, und müssen uns fragen, von welcher Gestalt, von welchem Baue und von welcher chemischen Structur er sei.

Du Bois-Reymond hat sehr richtig bemerkt, in der Muskelinnervation falle die Hauptaufgabe der Histologie zu, und erkannt wie nothwendig es sei, die Uebereinstimmung der Endfasern oder -Platten mit den Axencylindern nachzuweisen, nur waren wir in der Lage den Hinweis erst wieder an die experimentelle Histologie, in welcher die Nervenphysik sich gefallen lassen muss Platz zu nehmen, zurückzugeben, da man ja von Axencylindern noch nicht wusste, ob ihnen das von *du Bois-Reymond* nur an markführenden Nerven gefundene electromotorische Verhalten zukomme oder nicht. Ich habe vorhin über die erfreuliche von *Steiner* und mir gefundene Uebereinstimmung des electromotorischen Verhaltens der marklosen Fasern des Hechtsolfactorius mit dem der gewöhnlichen Stämme des Frosches berichtet und muss darauf z. Zt. mehr Werth legen, als auf Alles, was sich von histochemischer Seite für die Gleichheit intra- und extravaginaler Axencylinder bis heute vorbringen liesse. Die Frage einseitig auf histochemischem Wege anzufassen halte ich sogar für gefährlich, denn es ist ein Leichtes zu zeigen, dass in ihren wichtigsten Functionen übereinstimmende Gewebe ganz verschiedenes chemisches Verhalten bekunden. Was anderes, als Differenz der chemischen Structur kann die Ursache sein, dass die hypolemmalen Nerven des Salamanders in einer Zeit und unter Umständen in Blasen und Kugeln zerfallen, während welcher die des Frosches noch continuirlich und höchstens etwas mehr angekerbt aussehen, wie sie es im frischesten Zustande schon zu sein scheinen? Wie viel mehr Neigung die Endplatten der übrigen Wirbelthiere zu solchem Zerfalle haben, ist bekannt und

verdient Beachtung, weil dieses hypolemmale Nervengeäst, das im erwachsenen Zustande allgemein der Endknospen entbehrt, darin dem knospenlosen des Salamanders gleicht, während das knospenarme der Tritonen die Erscheinung langsamer als dort, schneller als beim Frosche auftretend zeigt. Stellt der Knospenbesatz einen mehr oder minder erhaltenen embryonalen Zustand des Nerven vor, so rücken jene verdächtigen chemischen Differenzen auch unserem Verständnisse näher, denn Wer wird glauben, die leitenden Fasern eines foetalen Nerven seien chemisch identisch mit denen des erwachsenen?

Ausserdem erwäge man die chemischen Differenzen z. B. der Muskeln in der Thierreihe, die Verschiedenheit ihrer Coagulationstemperaturen oder derer der einzelnen contraktilen Protoplasmamassen, die gewiss nicht accessorische, sondern essentielle chemische Bestandtheile betreffen, um einzusehen, dass sich wahrscheinlich da mehr Differenzen als Uebereinstimmung enthüllen werden, wo wir die letztere suchen. *Rumpf*'s[1]) Arbeiten gewähren schon einen Einblick in die ausserordentlichen der Histochemie des Axencylinders entgegenstehenden Schwierigkeiten, um gegenwärtig grosse Hoffnungen auf die Gewebsanalyse setzen zu dürfen zur Erledigung der Frage nach der Uebereinstimmung epilemmaler und hypolemmaler Nerven, die überdies mit dem Missstande behaftet ist, dass wir die Ueberzeugung von der Präexistenz des Axencylinders mehr aus dem Verhalten von Anfang und Ende der markhaltigen Röhren, oder aus dem ihrer marklosen Stellen, als aus der genaueren Kenntniss ihres markumhüllten Inhaltes schöpfen.

Um zunächst von dem einfachsten motorischen Endgeäste der Amphibien zu reden, erlaube ich mir auf die von den Tritonen und Salamandern gegebenen Abbildungen zu verweisen. Unverkennbar ist daran trotz aller Abweichungen die Uebereinstimmung

[1]) Diese Unters. Bd. II. S. 137.

der Verästelungsweise mit der des Frosches: es ist dieselbe unsymmetrische Abgabelung, dasselbe fast parallele Hinziehen der Zinken jener Gabeln nebeneinander und wunderbarer Weise (vergl. Fig. 12 u. 14) die gleiche Anordnung zuweilen noch ausgeprägter so verwirklicht, wie es beim Frosche (Fig. 6) gelegentlich auch vorkommt, dass der epilemmale Nerv den Grundschenkel der Gabel hergiebt. Eine Anordnung, wie die fast schematisch aussehende von Fig. 12, die der erste Anblick kaum durch irgend etwas verhüllt, überall wiederkehren sieht, vermag ich nicht für bedeutungslos zu halten und wenn denn von diesen einfachsten, aller Zuthaten besonderer Endorganisation ermangelnden Fasern mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf, dass die electrischen Schwankungswellen sich bis an ihr äusserstes Ende fortsetzen, so wird zu überlegen sein, welche Folgen es für den Muskel habe, dass jene Wellen wegen der Bayonettknicke nirgends in 2 Parallelfasern mit gleicher Phase nebeneinander fortschreiten können. Ich kann hierin nur eine Einrichtung sehen, welche sämmtliche auf kürzestem Wege zu verbindende und nur durch Muskelsubstanz getrennte Punkte der Parallelfasern in allen Phasen der Wellen mit verschiedener electrischer Spannung versieht, die sich quer durch die Muskelrinde ausgleichen muss, was vielleicht das ganze Geheimniss der Innervation war. Ist die Wirkung des Nerven auf den Muskel eine electrische und keine andere, als die, deren jede Nervenfaser an sich fähig ist, so kann es nur in der Anordnung der Endfasern zu einander und zur Muskelsubstanz liegen, wenn da Effecte erzielt werden, die bisher jedem Summirungsverfahren unerreichbar geblieben, sowohl am angelegten Nerven, wie vollends am Muskel. Diese Anordnung ist aber zugleich eine solche, dass sich Effecte auf grössere Entfernung von ihr nicht erwarten lassen, da die Ausgleichung der Spannungen nur innerhalb der kürzesten Wege zwischen 2 phasisch verschiedenen Nervenstellen Ströme hinreichen-

der Dichte erzeugen wird, um Erregung zu veranlassen. Auf jenen Wegen liegt unter allen Umständen das Object dieser Erregung, nämlich Muskelsubstanz und zwar nur die der zugehörigen Muskelfaser. Wohl ist ein Ueberspringen der Erregung auf nächstliegende Muskelfasern, vollends auf vorbeiziehende Nervenfasern nicht undenkbar, wenn die Schwankungen der Erregungswellen hoch genug wären, es ist aber sehr fraglich ob dies jemals erreicht werde, während die Annäherung der hypolemmalen Nerven gegeneinander und deren Lage zur Muskelsubstanz es sehr begreiflich machen, wenn Spannungsausgleiche, die zu maximaler Muskelerregung genügen, keine Stromcurven auch nur für Nervenreizung ausreichender Dichte über das Sarkolemm hinaus gelangen lassen.

Für das Letztere kommt Einiges auf die Gestalt des Muskelquerschnittes an, über welche noch immer keine Einigung erzielt ist. Dieselbe wird vielfach für nicht kreisförmig oder elliptisch, sondern mehr für unregelmässig polygonal mit abgerundeten Winkeln gehalten und die Muskelfaser demnach nicht als cylindrisch, sondern als stumpf prismatisch angesehen. Da der Muskel eine weiche und veränderliche Masse ist, so kann von constanten Formen der Faserquerschnitte überhaupt nicht die Rede sein; die Gestalt muss von der Ruhe zum Tetanus wechseln und wird ausserdem nicht unabhängig von der Spannung und dem Drucke sein, den äussere Kräfte oder benachbarte Fasern darauf ausüben. Gegen das Sehnenende, das hier freilich niemals in Betracht kommt, schärft sich, meiner Meinung nach, jede nicht zur feinsten Spitze ausgezogene Muskelfaser, einseitig meisselförmig zu und ich halte die von *du Bois-Reymond* dort gefundenen Facetten für ein Attribut aller Muskelenden, selbst der mit vielen anscheinend kolbig anschwellenden Theilungen versehenen. *Du Bois-Reymond*'s Meinung, dass die Muskelfasern allgemein prismatisch seien, kann ich dagegen nicht zustimmen, weil ich die Berufung auf Querschnitte

gehärteter Muskeln für unzulässig halte. Wie der Querschnitt im Muskel beim Tetanus sei, wird schwer festzustellen sein, während es am ruhenden Muskel wohl Mittel gibt, sich darüber zu unterrichten. Isolirte lebende Muskelfasern sind ohne Frage zum grossen Theile cylindrisch, beim Frosche besonders die schmäleren; an anderen ergeben die Einstellungsversuche und der Anblick optischer Querschnitte umgebogener Fasern stark abgestumpfte prismatische Gestalt. Hiermit stimmt das Aussehen dünner Querschnitte gefrorener Muskeln überein, obwohl die Verhältnisse durch die Gegenwart anderer Fasern und der Zwischengewebe andere sind. Im Gegensatze zu *du Bois-Reymond* fand ich diese von *Cohnheim* und mir schon vor langer Zeit untersuchten und abgebildeten Schnitte sehr gut herstellbar, besonders, wenn man sie gleich vom Messer mit OsO_4 abspült, und ich muss darin die Fasern für sehr naturgemäss erhalten ansehen, weil rasches Gefrieren und Wiederaufthauen der Muskelsubstanz die Fähigkeit nimmt, wie ein Pilz aus dem Sarkolemm herauszuschiessen oder am Schnittende anzuschwellen. Man durchschneide einen gewöhnlichen Sartorius und einen gefrorenen nach dem Aufthauen mit dem Rasirmesser quer in zwei Hälften, um sich zu überzeugen, dass die des letzteren nicht mit dem dicken Wulste wie die des anderen zusammenstossen, sondern haarscharf aufeinander passen; wie sollen also die Muskeln dazu kommen, während des Schneidens im Eise oder nachher so missgestaltet zu werden, wie es *du Bois-Reymond*, der sie Elephantenbeinen vergleicht, angibt? Dass die OsO_4 die jeweilige Gestalt vieler von ihr betroffenen Gewebe und auch des Muskels trotz des Erhärtens zunächst vortrefflich erhält, bedarf in der Histologie keiner Erwähnung mehr; man kann das Reagens aber ganz entbehren, indem man einen dicken, unbedeckten Schnitt aus dem aufgethauten Sartorius bei mittlerer Vergrösserung im auffallenden Lichte betrachtet und in diesem findet man sehr viele Faserquerschnitte rundlich, andere

polygonal aber dennoch abgerundet, manche winklig-eckig und einige sogar ziemlich scharf dreieckig.

In cylindrischen Fasern des ruhenden Muskels haben die hypolemmalen Nerven den Vortheil, so an der Peripherie des Muskelfaserquerschnittes zu liegen, dass die kürzesten Wege zwischen ihnen als Sehnen in den Kreis fallen, gewiss eine zur Einschränkung des electrischen Vorganges auf die Muskelsubstanz höchst geeignete Einrichtung, die sich an prismatischen Fasern überall da noch vervollkommnet, wo die Nervenquerschnitte einen der Prismenwinkel zwischen sich nehmen, worauf bei jedem reichhaltigen Endgeäste gewiss zu rechnen ist. In andern Fällen werden die Nervenfasern allerdings einfach mit der Muskeloberfläche in einer Ebene liegen, aber in diesem Falle bleibt immer noch der Umstand zu beachten, dass dieselben im normalen Zustande vielleicht niemals jene leistenförmigen Ausbuchtungen des Sarkolemms bedingen, die man an isolirten Muskelfasern freilich öfter sieht, sondern wie in Falze der contraktilen Substanz gestrichen, von dieser zum grössten Theile umwallt, nicht eigentlich in einem Raume zwischen der Oberfläche der Muskelsubstanz und der Innenfläche des Sarkolemms Platz finden, wofür die bekannte Schwierigkeit, deutliche Profilbilder, wenigstens an ganz frischen Präparaten zu gewinnen, sehr entschieden spricht. Erwägt man dazu, dass *L. Hermann* den electrischen Querleitungswiderstand des Muskels 7 mal grösser fand, als den der Längsrichtung, was sehr für besondere Widerstände an den Grenzen der Fasern und des Zwischengewebes spricht, so finden sich Einrichtungen in Menge, welche das Ueberspringen der Innervation an ihrem Platze von der zugehörigen Muskelfaser auf benachbarte erschweren müssen.

Hat die Form des hypolemmalen Geästes die ihr zugeschriebene Bedeutung, so sind die Maasse der Grundschenkel an den Gabeln oder die davon bedingten Entfernungen zwischen den Parallelfasern zu bestimmen. So weit es mir möglich war, habe ich dieselben

in den Abbildungen (Taf. I) treu zusammengetragen, aus welchen sie unter Beachtung der genau bestimmten Vergrösserung zu entnehmen sind. Darüber hinausgehende Angaben zu versuchen, schien mir fruchtlos, so lange ich die Maasse nicht von einer grösseren Anzahl frischer Objecte zu geben vermochte; doch halte ich mich überzeugt, dass die vorliegenden der Silberpräparate davon nur unbedeutend abweichen. Man sieht sogleich, welche beträchtlichen Schwankungen darin vorkommen, dass aber im Allgemeinen kurze Paralleläste nahe, längere weiter von einander entfernt verlaufen; die längeren können dem Nachtheile, grössere Leitungswiderstände zwischen sich zu finden, durch den Vortheil grösserer electrischer Differenzen und in der Längsrichtung der Muskelfaser länger fortschreitender Wirkung auf dieselbe begegnen. Alle vorkommenden, auf die Phasendifferenz der Schwankungswellen zielenden Maasse sind auf die von *Bernstein* angegebene Form und Länge der Wellen bezogen, augenscheinlich sehr klein, jedenfalls niemals auch nur annähernd solcher Grösse, dass in einem Aste irgend beträchtlichere Stücke der Welle ablaufen könnten, die in der Parallelfaser keine Begleitung fänden. Von der den Maassen des Grundschenkels entsprechenden Verspätung der Erregungswelle in der peripherischeren Parallelfaser ausgehend, kann man nur sagen, dass die Schwankungswelle sehr steil sein müsse, um genügende electrische Differenzen an den betreffenden Stellen der Parallelfasern zu erzeugen, und dieser Forderung scheint *Bernstein*'s Darstellung, in welcher der Anfangstheil fast senkrecht abfällt, durchaus zu entsprechen. Falls sich die Umkehr des Nervenstroms um die eigene Grösse für die Verhältnisse des unversehrten, mit dem natürlichen Ende versehenen Nerven aufrecht erhalten liesse, was freilich bezweifelt wird, würde natürlich kein Zinkenpaar der unsymmetrischen Gabeln dem Geschicke entgehen, fortlaufend mit Punkten versehen zu werden, welche jeweils umgekehrte Vorzeichen hätten, die

denkbar beste Einrichtung, um die dazwischen liegende Muskelbrücke fortlaufend quer gerichteten, electrischen Strömen auszusetzen. *Tschirjew*'s Nachweis, dass die Muskelfaser durch Querströme wahrscheinlich erregbarer ist, als durch längsgerichtete, fände hierbei vortreffliche Verwendung.

Die äusserste Mühe glaube ich aufgewendet zu haben, um festzustellen, ob bei den drei benutzten Species der Amphibien Nervenendigungen auch vorkämen, welche etwas der Bedeutung der unsymmetrischen Abgabelung nicht Entsprechendes oder Widersprechendes enthielten. Eines wird in dieser Richtung gleich zuzugeben sein, nämlich ein scheinbarer Ueberfluss, insofern es fast überall zu lange, überragende Gabelzinken gibt, deren ohne Begleitung fortgehendes Ende dem Principe nach verloren wäre. Namentlich an diesen habe ich, nach jenem von *du Bois-Reymond* bei Aufstellung seiner Hypothese geforderten Hinbiegen des äussersten Endes zur Muskelaxe gesucht, aber niemals die geringste Einkrümmung am Ende, oder Dellenbildung in die Muskelsubstanz gefunden, während ich in der Ebene der Muskeloberfläche verlaufende, meist der Parallelfaser zugewendete Neigungen öfter antraf, am häufigsten und ausgeprägtesten, wie schon erwähnt, bei Triton. Der schon erwähnte Fall (Fig. 8) scheinbar ganz verlorener, aller Parallelbegleitung entbehrender Fasern, enthüllt sich häufig der Art, dass auf der anderen Seite des Muskelfaserumfanges eine in gleicher Richtung laufende gefunden wird. Sollten wirklich solche Solitärfasern in seltneren Fällen vorkommen, so wäre dies, meine ich, auch als eine gelegentliche Abweichung oder als eine der den Organismen so häufig zukommenden, überflüssigen Einrichtungen anzusehen, welche die Entwicklung mit sich zu bringen vermag.

Die einfachste, am weitesten reducirte Nervenendigung, welche mir am Frosche vorgekommen, ist die der Fig. 2 *C*, geradezu ein Schema von derselben Uebersichtlichkeit, wie das vom Sala-

mander bereits erwähnte, und wenn ich sagen sollte, welche äusserste, das **ganze Gesetz der motorischen Nervenendigung** enthaltende Reduction ich für vorkommend halten könnte, worüber künftige Untersuchungen an geeigneten Amphibien vielleicht thatsächlich entscheiden werden, so würde ich es mit dieser Figur darstellen ┌──, während ich die Endigung mit einer hypolemmalen, unter irgendwelchem Winkel zur Muskelfaser gradlinig verlaufenden Nervenfaser, deren *du Bois-Reymond*'s Hypothese nur bedürfen würde, oder mit einer ┬ förmig angesetzten für höchst unwahrscheinlich halten muss, was natürlich die Möglichkeit solcher Bildungen nicht ausschliesst, wo mehrere epilemmale Nerven nahe bei einander an die Muskelfaser gesetzt sind, wie dies bei vielen Wirbellosen vorkommt. Um nichts unversucht zu lassen, habe ich zahlreiche Silberpräparate von Muskeln sehr kleiner 2—4 cm. langer Frösche angefertigt, deren sehr schmale Muskelfasern zwar sehr selten vollkommen zu isoliren sind, aber in Bündeln zusammengefasst, manche brauchbare Präparate geben. Trotz der geringen Ausdehnung wurde hier das hypolemmale Geäst meist ebenso reich, wie bei ganz grossen Fröschen gefunden, das Verhältniss desselben zum Muskelfaserumfange ebenfalls = etwa $^1/_3$ und alle Nervenfasern entsprechend schmäler und kürzer, so dass also auch die Phasendifferenzen der Schwankungswellen in den Parallelenfasern kleiner sein müssen.

In Fig. 7 ist eine Froschmuskelfaser dargestellt der schmäleren, starkkörnigen Art, in welcher sich ein farbloses Bild auf Silbergrund fand, das etwas an hypolemmale Nerven mit Endknospen erinnert. Die Einrisse *a a'* am Rande der Muskelfaser bildeten auf längere Strecken die einzige Störung beim Suchen nach Nerven, von welchen weiterhin, an der übrigens nur in mässiger Länge (aus dem Sartorius) erhaltenen Faser nichts zu entdecken war. Ich weiss das Bild nicht zu deuten, da oberflächliche Muskelkerne, deren zwei *b b* ebenfalls farblos geblieben, beim Frosche nicht

solche lange Lücken im Silbermantel zu erzeugen pflegen. Sollte es sich hier um Degenerationsformen sowohl des Muskels, wie des Nervengeästes handeln, wie ich vermuthe, so bliebe grosse Vorsicht geboten, wenn wirklich einmal ausnahmsweise Formen gefunden würden, die ich vorhin für unwahrscheinlich erklärte.

Halten wir uns an das bis jetzt Gefundene, so gibt es bei den Amphibien kein hypolemmales Nervengeäst ohne Parallelfasern und nur unsymmetrische bayonettartige Abgabelung derselben von der Wurzel, keine symmetrische in Gestalt der Stimmgabel.

Zur Nervenendigung bei den Wirbelthieren im Allgemeinen.

Abgesehen von den Fischen (mit Ausnahme der Rochen) sind jetzt überall, bei den Reptilien und Säugern mit Einschluss des Menschen durch mich, bei den Vögeln durch *Fischer* in den von *Rouget* gefundenen *Doyère*'schen Hügeln, statt der gradästigen und bayonettartig geknickten hypolemmalen Nerven, gekrümmte Geäste derselben, zu mehr oder minder labyrinthischen Platten auf kleinerem Raume zusammengedrängt gefunden. Als weitere Eigenthümlichkeiten des Plattengeästes fand ich: 1. die gekerbten, viel unregelmässiger als bei den Amphibien beschaffenen Ränder, 2. das Zurückranken der Aeste, 3. plattenartige Verbreiterungen derselben, 4. gelegentliche Bildungen von Anastomosen. Ich war zu diesen Befunden, die mir *Ranvier* erst zutraute, nachdem ich *Cohnheim*'s später gefertigte Silberbilder benützt haben sollte, gekommen, weil ich zuerst zufällig auf die interessanten, noch an die Amphibien erinnernden gestreckten Endplatten der Eidechse stiess. Hätte *Ranvier* meine erste Abhandlung, die er wunderbarer Weise, bei allem Streben nach Vollkommenheit in literarischen Angaben, ignorirte, nun endlich, nachdem ihn *Cohnheim* darauf in liebenswürdigster Weise unter Ablehnung des Geschenkes der motorischen Endplatten aufmerksam gemacht, gelesen, so würde

er sich überzeugt haben, dass weder er selber noch *Tschiriew* unter seiner Leitung etwas ganz Neues mit den einfacheren Formen des Nervengeästes bei Reptilien vorbrachte.

Diese Formen scheinen mir den Schlüssel zur Erkenntniss aller Formen des hypolemmalen Nervenapparates zu enthalten, indem sie einerseits zu den einfachsten des Frosches und Salamanders namentlich durch die Tritonen, andererseits zu denen der Platten höchster labyrinthischer Verwicklung hinleiten. Kommt es wesentlich auf die zwei Umstände an, dass 1. das Geäst die unzweifelhafte Fortsetzung und Endigung des Axencylinders eines centifrugal thätigen Nerven sei und dass 2. die Verästelungsweise Ablauf der Schwankungswellen in den nächst benachbarten Zweigen mit Phasendifferenz bewirke, so wüsste ich nicht, Was der terminalen Ausbreitung des Nerven selbst im electrischen Organe von Torpedo fehlte, oder Was dieselbe Neues einführte, um nicht auch diese für identisch mit der höchst entwickelten motorischen Endplatte halten zu müssen. Schon bei den Eidechsen kommen in den flacheren, kaum Prominenzen bildenden Nervenhügeln oder Höckern, relativ einfache und mehr gestreckte Gestalten der hypolemmalen Fasern vor, mit ziemlich parallelem Verlaufe, und es pflegt bei diesen Aesten erster Ordnung die Einrichtung zur Erzeugung der Phasendifferenz in dem Ursprunge zweier solcher Fasern aus verschieden langen epilemmalen und markhaltigen Nerven zu liegen, welche ihrerseits in einem Punkte des gemeinsamen Stammes wurzeln und oft in bemerkenswerther Weise sofort stark divergirend weiter zum Sarkolemm vordringen. Was aber auch diese gestreckteren hypolemmalen Endfasern von denen der Amphibien unterscheidet, sind die zahlreichen buckeligen oder gelappten Ansätze auf ihren Rändern, von denen je zwei wieder kürzere Endstückchen darstellen mit Ursprüngen verschiedener Entfernung von der Faser, aus welcher sie spriessen. Entweder nehmen diese Endläppchen ganz kurze Muskelbrücken zwischen sich, welche dann in der

Regel längsdurchströmt würden, oder sie dienen dazu, die bis zur nächsten, ihrerseits mit ebensolchen Auswüchsen entgegenkommenden Parallelfaser eingeschalteten Muskelstrecken zu vermindern[1]). Unverkennbar führt die nächste Complication dieser Form etwas Neues in den Lauf der Dinge ein, insofern die weiteren Gestaltungen bedingt werden durch Verkürzung der Endfaser, reichere Entwicklung der Lappen daran und durch ein Zurückranken gegen den eigenen Anfang. Obschon ich es bis jetzt weder bei Eidechsen noch bei Schlangen oder Schildkröten gesehen habe, muss ich unter den Nervenendigungen mit gekrümmten Fasern, sehr im Gegensatze zu den gestreckten der Amphibien, auch solche mit einer einzigen hypolemmalen Faser für möglich halten, wenn dieselbe gegen sich selbst zurück eine ungeschlossene Schleife bilden würde oder mit den genannten seitlichen Buckeln besetzt wäre[2]). Jene Schleife ist nun augenscheinlich die Grundlage aller auf den kleineren Raum des Nervenhügels zusammengedrängten Innervationsorgane und zahlreich sind die Bilder zu erhalten, die sie vollkommen enthüllen. Indem die Nervenästchen an ihrem Durchgange durch das Sarkolemm erst einer Theilung verfallen, bilden die beiden hypolemmalen Aeste zwei gegen einander rankende Bögen, zu welchen sich häufig ein dritter ungetheilt bleibender, einem anderen markhaltigen Aestchen entsprungener gesellt. Geht man in diesem schon einigermaassen verwickelten Bilde namentlich von den Läppchen, welche am meisten gegen einander neigen und die schmalsten Muskelstrecken zwischen sich fassen, aus und im Plattengeäste die kürzesten Wege zurück bis zum nächsten, beiden zukommenden Ursprungsorte, so findet man jene Strecken immer von hinreichend verschiedener Länge,

[1]) Abbildungen der vorgenannten Formen finden sich bei meiner Abhandlung in *Virchow*'s Archiv Bd. XXIX. Taf. XIV. Fig. 4 u. 5 — und in *Ranvier*'s Leçons etc. II. S. 322. Fig. 11.

[2]) Vergl. den Nachtrag.

um starke Phasendifferenz zwischen den die Muskelsubstanz berührenden Punkten annehmen zu dürfen, wenn die getheilte Schwankungswelle in sie gelangt.

An allen hier genannten Nervenendigungen bereitet scheinbar die Sohle mit ihren Kernen und Körnchenmassen der Muskelinnervation Hindernisse. Indess habe ich, auf Beobachtungen gestützt, von Anfang an geltend machen dürfen, dass die Besohlung des Plattengeästes unvollkommen sei und einzelnen Stellen desselben Freiheit lasse, die Muskelsubstanz direct zu berühren, wie dieses an den Rändern selbst der fast unauflösbare Labyrinthe bildenden Astwerke gewöhnlich, an zahlreichen Buckeln einfacherer und flacherer immer zu sehen ist. Hier findet in Wahrheit Das statt, was *du Bois-Reymond* von der gestreckten Endfaser, die er sich als Leiste auf der Muskeloberfläche dachte, verlangte: ein Hinneigen des Nervenendes zur Muskelsubstanz, aber nicht ganz in *du Bois-Reymond*'s Sinne, da der Ast sich nicht in der eigenen Ebene zur Muskelfaseraxe krümmt, sondern über die flache Kuppe der Sohle nach abwärts greift und sich der Muskelsubstanz anschmiegt. Da die Dicke der Sohle mit wachsender Höhe des Nervenhügels zunimmt, so wird es hiernach immer mehr Ausläufer des Geästes geben, welche sich stark umbiegen müssen, um bis zur Basis der Sohle zu gelangen und Dem entspricht das Bild, das man oft von Profilen des Nervenhügels erhält. Neuerdings bin ich der früher gehegten Zweifel, ob nicht ein Theil dieser fast radiär zur Muskelfaseraxe gestellten Stempel oder Läppchen von dem Dache der gewölbten Platte tief im Innern des Hügels, wie Streben zur Ebene der Sohlenbasis reiche, überhoben, da ich dieses Verhalten auch an Querschnitten fand. Es wird mein Bestreben sein, davon in Zukunft genaue Abbildungen zu geben, während ich jetzt nur die Methode der Beobachtung berühren will. Ich lege ausgebeinte Oberschenkel möglichst grosser Eidechsen mit dem Unterschenkel als Handhabe versehen, frisch

24—48 Stunden in OsO_4 von $^1/_2$ pCt. und weite die Zwischenräume der Muskeln von Zeit zu Zeit etwas auf, um die Säure besser eindringen zu lassen, wasche dieselbe fort, versenke das Präparat, nach dem zuerst von *Stricker* befolgten Verfahren, längere Zeit in eine starke Gummilösung und erhärte es allmählich in Alkohol. Der einzige Fehler solcher Präparate ist bekanntlich, dass sie steinhart sind, ich fand es aber nicht vortheilhaft dies durch Mischung von Glycerin zum Gummi zu vermeiden und bedauerte mehr die Messer, als die auf das Schneiden zu verwendende Mühe. In den natürlich auch manche Längs- und Schrägschnitte enthaltenden Objecten sind nur die dünnsten Muskelquerschnitte brauchbar, weil die andern zu dunkel olivenbraun aussehen. Wo ich Querschnitte von Nervenhügeln fand, gab es deren in der Regel mehrere nahe bei einander, und ich habe an einer ganzen Anzahl derselben bis jetzt schon die zierlichsten stempelartigen Fortsätze selbst von den höchsten Punkten der Halbmonde zum Rande der Muskelsubstanz reichen sehen. Natürlich bleibt man im Unklaren über die wahren Ursprünge derselben in der Hauptmasse der Platte, sowie über die Entfernungen ihrer Enden von den nächsten gemeinsamen Ursprungsstellen, man wird es aber mit mir wohl für recht wahrscheinlich halten, dass die letzteren nicht gleich seien. Glücklicher Weise ist die Beantwortung der Frage, ob die Platte dasselbe Princip verwirkliche, wie das Geäste der Amphibien, davon unabhängig, da die flacheren und weniger verwickelten Labyrinthe darüber bereits entschieden.

Einige Bedenken könnten im Bau der Platte noch die Anastomosen erregen, über deren Vorkommen meine und Anderer Untersuchungen keinen Zweifel lassen. Indess sehe ich nicht, dass Anastomosen gegen irgendwelche anatomische oder physiologische Forderung verstiessen, da der Reichthum der Platte an electrischen Innervationspunkten ihr schon einige dazu unverwendbare Flächen gestattet und diese auch als durchlöcherte Platten aufzufassenden Bildungen immer noch wirksame Ursprünge für ra-

diär zum Muskel oder für seitlich abgehende Lappen und Stempel geben können.

Die Substanz der Sohle hatte schon eingeladen, das motorische Innervationsorgan einer Drüse ähnlich zu halten; ich zweifle nicht, dass dieselbe, allgemein genommen, eine unwesentliche Zugabe sei, weil die Amphibien derselben entbehren und da ich mir nicht vorstellen will, deren Muskeln würden auf grundsätzlich andere Art innervirt, als die der Säuger, Vögel, Reptilien und Rochen. Wo die Sohle vorkommt, wird man indess mit ihr zu rechten haben, und zunächst daran denken müssen, dass sie zwar ein nothwendiges Ueberbleibsel der Entwicklung sein könne, aber dennoch Bedeutung für die speciellen Verhältnisse der Innervation an Nervenhügeln besitze. Ich kann mich des Gedankens nicht erwehren, dass dieses Futter unter und zwischen dem peripheren Schlagwerke des motorischen Nerven, das nur gewisse nervöse Punkte frei zum Muskel lässt, kein indifferenter Leiter sei, sondern ein stark polarisirbarer, im hohen Grade geeignet andere Theile des hypolemmalen Geästes von der Wirkung auf die contraktile Substanz auszuschliessen.

Zum Schlusse würde ich es unnatürlich finden hier nicht noch der, ihrem Baue nach, mit der motorischen Endplatte in so hohem Grade übereinstimmenden, am Ende des sog. electrischen Nerven von Torpedo befindlichen Einrichtungen zu gedenken. Hier ist die Uebereinstimmung der Art, dass sie nicht von Neuem hervorgehoben zu werden braucht. Ich weiss wohl, dass die Platten des Malopterurus sich weder nach *Bilharz*'s und *Max Schultze*'s Untersuchungen, noch nach denen ihrer zahlreichen Nachfolger den Aufstellungen *Ciaccio*'s für Torpedo fügen, glaube aber, dass die Erkenntniss der eigentlichen Nervenendigung beim Zitterwelse am wenigstens vorgedrungen ist, und muss daran erinnern, dass die möglicherweise vollkommene Verschmelzung leitender und contraktiler Gewebe niederer Thiere noch in electrischen Organen ein Nachbild

hinterlassen könnte. Beim Gymnotus scheinen mir nach *Sachs'* Abbildung[1]) wahre Nervenhügel an den electrischen Platten vorzukommen, deren Inhalt die Zukunft vielleicht übereinstimmend mit dem der motorischen enthüllen wird.

Bekanntlich verdanken wir *Babuchin* die Einsicht, dass die seit *Savi*'s, *Wagner*'s, *Kölliker*'s und *Bilharz*'s Arbeiten etwas in Verstoss gekommene Gallert-, Zwischen- oder Füllsubstanz vor den Nervenendplatten des electrischen Organes viel mehr zu berücksichtigen sei bei der Beurtheilung der ganzen Organisation und deren Wirkung, da sie es ist, welche den Rest des embryonalen Muskels darstellt, während die Platte, die so lange alle Aufmerksamkeit allein in Anspruch genommen, nur die Innervationsscheibe am einen Ende des um die Contraktilität gekommenen Muskels darstellt. Indem *du Bois-Reymond* diesen Gedanken auffasste und sich der localisirten Wirkung des motorischen Nervenendes erinnerte, erklärte er den Muskelrest des electrischen Organs als das nach aussen electrisch wirksame. Obschon von anderen Grundlagen ausgehend, glaube ich ihm darin beistimmen zu müssen, da ich mir nicht denken kann, dass die von dem nervösen Plattenlabyrinthe repräsentirte electrische Bürste zu den äusseren Wirkungen der electrischen Fische geeignet sei, wenn deren auch noch so viele hintereinander aufgereiht liegen. Jene Bürste ist nun da, wo dieses Object genauer bekannt geworden, endständig und überall an dem zur selben Seite gerichteten Ende der ehemals muskulösen Einheiten angebracht, die überdies sehr kurz und breit sind und an der ganzen Breitseite innervirt werden; die Verhältnisse könnten also so sein, wie wenn eine Muskelfaser mit stark umgreifender, höchst labyrinthischer Endplatte, unmittelbar zu beiden Seiten derselben quer abgeschnitten wäre; nach *Babuchin*'s Abbildungen, welche

---

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877. Taf. II Fig. 1.

die Querstreifen des unfertigen Organs überall senkrecht zum Nervenansatze zeigen, so dass die sog. Scheiben des Muskels der Innervationsfläche parallel liegen, sind sie aber so, wie wenn eine sehr kurze Muskelfaser nicht am Umfange, sondern am Sehnenansatze und an Stelle eines Sehnenendes eine motorische Nervenendigung von der Ausdehnung ihres grössten Querschnittes erhielte. Dies können wir mit einem Froschmuskel nachahmen, da die nervöse Erregung am Muskel künstlich ersetzbar ist; und indem wir das kürzeste noch anzufassende Muskelstückchen quer mit einem Nerven belegen, erhalten wir vom Muskelschlage secundäre Zuckung, wenn das Stückchen am Querschnitte gereizt wird.

Die sogenannte Gallert- oder Schleimsubstanz des reifen electrischen Organs ist nach *Sachs*' und *Babuchin*'s, für Gymnotus und Malopterurus übereinstimmenden Angaben durchzogen von fein ausstrahlenden Zellen mit Kernen, deren Protoplasma ausserordentlich vergänglich zu sein scheint. Ist dies der vom ehemaligen Muskel hinterlassene Rest, der nach *Babuchin* nur bei einigen pseudoelectrischen Organen noch mäandrisch verwälzte Fleischprismenschichten, bei den echten nichts Doppelbrechendes mehr enthält, so kann er für die Leitsubstanz des Muskels genommen werden, die mit dem Verluste jener geordneten Zumischungen die Contraktilität einbüsste, und nun rein als der electromotorisch wirksame Antheil des Muskels zurückblieb. Könnte man Muskelfasern Alles nehmen, was darin doppelbrechend und in bekannter Weise quergeschichtet ist, so würde Etwas übrig bleiben, das gewiss in der Consistenz und hinsichtlich der eingesprengten, leicht veränderlichen Zellen und Kerne, welche bei vielen Muskeln auch durch Protoplasmaausläufer verbunden sind, mit dem nicht nervösen Inhalte der Elemente eines electrischen Organes übereinstimmte. Der Schlag dieser Elemente würde, wie *du Bois-Reymond* es ausdrückte, von gleicher Ordnung mit der negativen Schwankung des Muskelstromes sein,

welche die secundäre Zuckung bewirkt, oder wie man für den stromlosen Muskel *Hermann*'s Lehre folgend hinzusetzen muss, mit dem Schlage der Actionsströme. Will man nicht der Vorstellung folgen, dass dieser Schlag im Muskel durch Umsatz zu Gunsten der erzielten Contraktion gedämpft werde, so würde das im Eingange dieser Abhandlung erwähnte, direkt erregte Muskelstückchen mit seiner secundären Wirkung, von welcher unsere Untersuchungen ausgingen, die vollkommene Nachahmung des elementaren Vorganges in den electrischen Organen enthalten. Muskeln sind aber ein electrisch unschuldiges Eingeweide und werden höchstens für leicht erregbare Nerven gefährliche Nachbarn, wenn sie gereizt werden um so mehr, je weniger wir dabei den natürlichen Verhältnissen folgen und je mehr wir sie selber entfalten und ihre natürliche Anordnung auflösen. Es wird also am Innervations g a n g e und an der Anordnung der Muskeln liegen, dass sie den electrischen Organen einiger Fische an äusserer Wirkung so erheblich nachstehen. An der Länge der Muskelfasern kann dies nicht liegen, da die kurzfaserige Muskulatur der Eidechsen und Fische, wie ich bemerkte, keine kräftigeren secundären Wirkungen erzielt, als die langfaserige. Dagegen muss es auffallen, dass electrische Organe nur bei Fischen und bei diesen nur in Körpergegenden vorkommen, wo Kurzfasrigkeit der Muskeln die Regel ist. Die durch quere Septa geschiedenen Scheiben der kurzfasrigen Fischmuskulatur haben an sich schon grosse Aehnlichkeit mit electrischen Organen; sollte ihre Unwirksamkeit nur darin liegen, dass die Schwankungswelle jeder einzelnen Faser zu schwach wäre? Ich glaube es nicht, sondern stelle mir vor, dass, wenn wir die motorischen Nerven mit ihren Enden durch die Septa an die Stellen der Muskelansätze, also an je ein Sehnenende der Muskelfasern führen könnten,[1]) die Schwankungswelle

[1]) Es scheint mir dringend nöthig die Fischmuskulatur überhaupt auf die hier vermuthete Endigungsweise der Nerven am Sehnenansatze zu untersuchen.

in allen Elementen des Muskels einsinnig verlaufen würde, womit die erste Annäherung an den Ablauf der electrischen Vorgänge im electrischen Organe erzielt wäre. Indess wäre damit noch nicht Alles erreicht, da eine Innervation, welche erst mittlere, dann kopfwärts und schwanzwärts gelegene Fleischblätter träfe, die Vortheile der Einsinnigkeit des Ablaufes der electrischen Vorgänge in den Elementen jedes Blattes wieder vernichten würde. Die Innervation einer grösseren Zahl von Muskelblättern muss also eine geregelte und successive sein,[1]) wie sie es in den electrischen Organen ist, denn Wer möchte zweifeln, dass die jederseits einzige, von *Bilharz* entdeckte Nervenfaser, welche unter regelmässiger Abgabelung das ganze electrische Organ des Malopterurus versorgt, in diesem Falle nur solche ganz bestimmte, zeitlich geregelte, successive Innervation der Platten zulässt? Die Natur hat uns hier das vollendetste Modell eines Apparates vor Augen geführt, dessen Innervationsgang nur von der Nervenleitungszeit abhängig ist. Was hier in solcher Vollkommenheit von der einen *Bilharz*'schen mächtigen Ganglienzelle mit dem einen Axencylinder erreicht wird, das dürften viele Ganglien mit ebensovielen Nerven durch die Ordnung der centralen Vorgänge leisten, denn, welche Aussagen ich auch zur Hand nahm, so scheinen alle Beobachter darin übereinzustimmen, dass die durch künstliche Nerven- oder Hirn- und Rückenmarksreizung in weniger geordneter Weise erzielten Entladungen der electrischen Fische weit hinter den natürlichen zurückstehen. Der Malopterurus, an dessen Stammfaser künstliche Erregung in der Lage wäre, die natürliche vollkommen zu ersetzen, müsste die Entscheidung über die Bedeutung des zeitlichen Verlaufes der Innervation von Platte zu Platte für die Macht der electrischen Entladung bringen.

Heidelberg, den 1. Juni 1879.

---

[1]) Dies dürfte auch für das Herz gelten, dessen eigenthümliche præsystolisch electrischen Wirkungen vielleicht von jener Succession bedingt werden.

Nachtrag.

Zu S. 12 u. 13. *Hering* führt S. 9 seiner Arbeit (l. c.) das Verfahren, den Kreis des Muskelstromes durch indifferente Electroden zu schliessen, schon an und es war dieses, abgesehen von der unwesentlichen Leitung durch unpolarisirbare Zinke und einen Quecksilbercontakt, dasselbe, wie das nach S. 13 später von mir benutzte und zuweilen als günstig bezeichnete. Ich muss jedoch darauf aufmerksam machen, dass die Zuckungen bei jenen Ableitungsweisen mit zwei Thonen niemals von der Energie und vollkommenen Uebereinstimmung mit den nach Querschnittsbenetzungen seit lange bekannten sind, oder denen gleichkommen, die man in der von mir S. 12 geschilderten Weise erhält. Ueberdies hat das letztere Verfahren den Vortheil zu zeigen, dass ein mit seiner ganzen Schnittfläche und gewiss auch an einer Zone des Randes mit grösseren Flüssigkeitsmengen von geringem Leitungswiderstande bereits in Berührung befindlicher Muskel zuckt, sobald (ohne neue Berührung am Gewebe) eine neue Schliessung für den Muskelstrom hergestellt wird.

Zu S. 21—23. Die streng localisirten Zuckungen und tetanischen Contractionen einzelner Muskelfasern auf mächtige und sicher übermaximale electrische Reizung einzelner Punkte der Muskeloberfläche mittelst der unipolaren Methode bestätigen durchaus meine früher aus dem „Zweizipfelversuche" erschlossene Wirkungslosigkeit aller Muskelerregung für den zutretenden Nerven. Da der Sartorius gablig getheilte Nervenfasern mit weit auseinander laufenden Aesten in großer Zahl enthält, durch welche Erregungen an viele entfernt liegende Muskelfasern rückwärts geleitet werden müßten, wenn nur ein Nervenende gereizt worden, so beweist das Ausbleiben dem entsprechender Zuckungen, daß der Erregungsvorgang in der That niemals vom Muskel auf den Nerven übergeht. Es scheint mir wichtig dies hervorzuheben, weil *du*

Bois-Reymond (Ges. Abhandl. II, S. 734) (freilich ohne Angabe von Gründen) es für gewagt hielt, aus dem Zipfelversuche den genannten Schluss zu ziehen.

Zu S. 86—88. So oft mir Schildkröten zur Verfügung kamen, habe ich deren Herzen zur secundären Erregung curaresirter und nicht vergifteter Froschsartorien benutzt und meine früheren Beobachtungen auch bei recht kleinen Exemplaren noch bestätigen können. Man braucht bei dem Versuche nicht zu besorgt zu sein, durch Erregungen in Folge des ruhenden Muskelstromes (des Sartorius) getäuscht zu werden, denn diese treten überhaupt selten und nur auf, wenn der Muskel seine Lage sehr schnell auf dem Herzen verändert oder stark ins Rutschen geräth. Das Schildkrötenherz schlägt einige Minuten nach dem Herausschneiden so langsam, dass jene Täuschungen vollkommen auszuschliessen sind, indem die secundären Contraktionen dann ganz in das Ende der langen Pause fallen, während welcher der Ventrikel keine Spur von Bewegungen erkennen lässt.

Den zeitlichen Verlauf der Herzcontraktionen habe ich zu bestimmen gesucht, indem ich die Spitze des Herzens mittelst eines feinen Drahthäkchens an den mit 2—3 grm. belasteten Schreibhebel des Myographions befestigte und das Herz an den Arterien so aufhing, dass die Vorhofscontraktionen ohne Einfluss blieben. Auf diese Weise wurden lange, sehr allmählich ansteigende, rascher abfallende Curven erhalten, mit folgenden Zeitverhältnissen.

Contraktionen des Ventrikels von Emys europæa.

	Unmittelbar nach schleuniger Herstellung des Präparats.	3—4 Min. später.	5—8 Min. später.
Dauer der ganzen Currae	0,71 Sec.	1,41 Sec.	1,5 Sec.
„ des ansteigenden Theiles . .	0,44 „	0,85 „	0,95 „
„ des absteigenden Theiles . .	0,27 „	0,56 „	0,55 „
„ der Pause	0,39 „	1,63 „	1,82 „

Zu S. 107. Die Lehre von den sog. Neuromuskelzellen (vergl. *Kleinenberg:* Hydra, Leipzig 1872), welche sich trotz ihrer mangelhaften morphologischen und gänzlich unterbliebenen physiologisch-experimentellen Begründung längere Zeit besonderen Beifalles erfreute, wurde kürzlich von *O.* und *R. Hertwig* (Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878), durch den Nachweis widerlegt, daß die fraglichen, übrigens schon von *Kœlliker* entdeckten „Epithelmuskelzellen" aus besonderer Quelle gewöhnliche Nerven erhalten und höchst wahrscheinlich gar nicht von den epithelialen Oberflächen erregt werden. Es wird hiervon jedoch die Frage, ob die nervöse Zuleitung bei den niederen Wirbellosen mittelst distincter Nervenenden oder durch continuirlichen Uebergang leitender in contractile Substanz erfolge, nicht betroffen, und ich glaube die letztere Möglichkeit um so mehr offen halten zu dürfen, als wir die Annahme solcher Uebergänge unbedenklich finden, wo Nerven zwar nicht Muskeln, aber andere irritabele, vom Axencylinderapparate gewiss verschieden fungirende Gebilde, z. B. Ganglienzellen erregen.

Zu S. 116 u. 132—134. Während des etwas verzögerten Druckes dieser Abhandlung ging mir die ausführlichere Veröffentlichung von *Tschiriew:* sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés (Archives de Physiol. norm. etc. 1879, T. VI, IIe Série, S. 89), zu. Da in derselben Verlauf und Verästelungsweise der hypolemmalen Fasern bei Triton und Salamandra, abgesehen von einigen Verzerrungen, fast übereinstimmend mit meinen obigen Angaben beschrieben werden, sehe ich mich veranlasst, hervorzuheben dass meine histologischen Untersuchungen über diesen Gegenstand schon in diesem Frühjahre so weit abgeschlossen waren, dass Taf. I lange vor dem Erscheinen von *Tschiriew*'s Arbeit gedruckt werden konnte und auch in einzelnen Exemplaren an befreundete Fachgenossen abgegeben wurde. Hinsichtlich der feineren Structur des hypolemmalen Geästes liefern *Tschiriew*'s Abbildungen nach

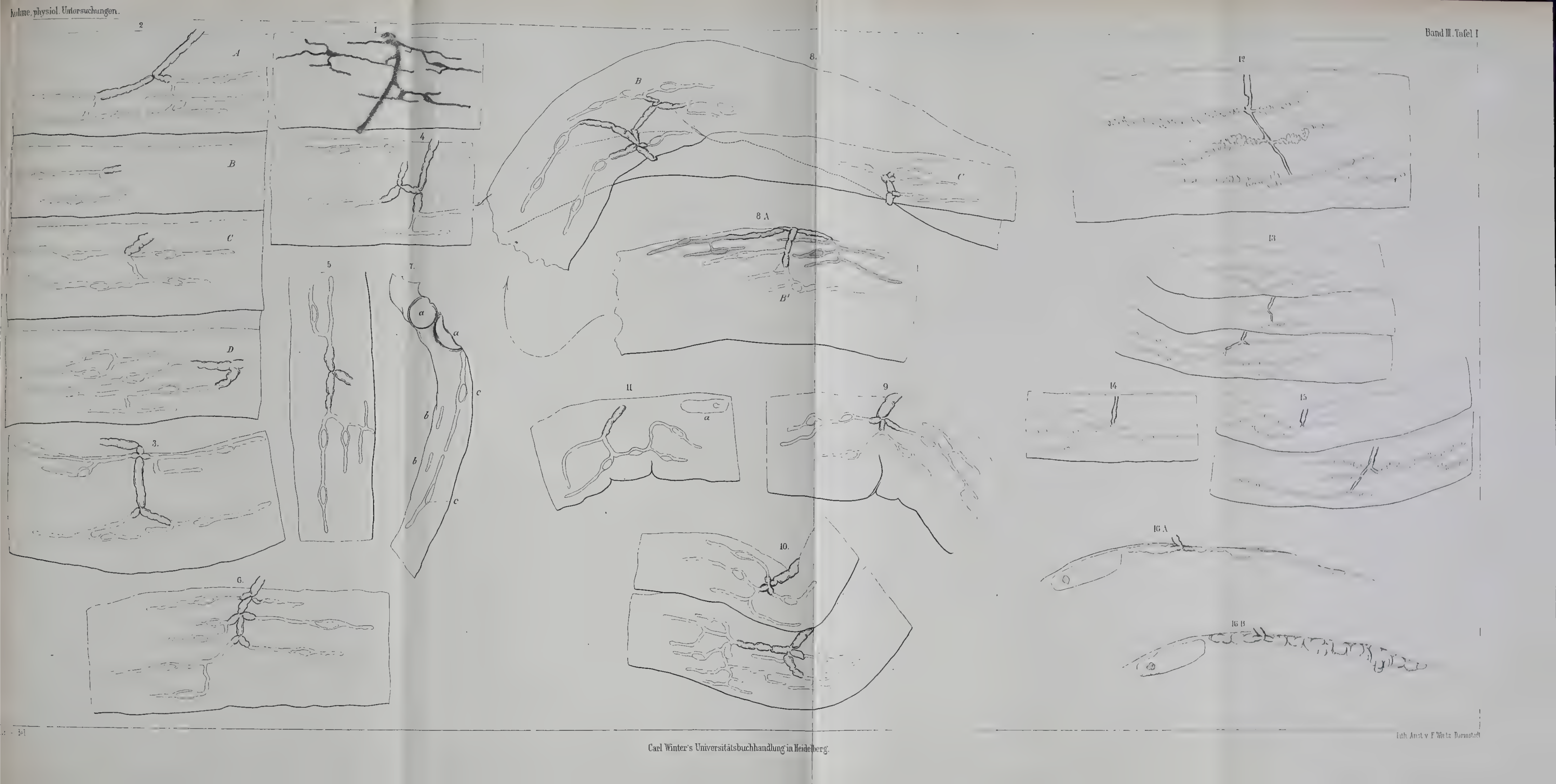
Vergoldungspräparaten augenscheinlich in positiven Bildern eine Bestätigung der von mir durch Versilberung erhaltenen negativen Figuren, und eine Bemerkung (S. 111) des Verf. lässt erkennen, dass derselbe die erhaltenen mehr oder minder vollendeten Abschnürungsformen, deren Entstehung ich an frischen Präparaten verfolgte, ebenso für Kunstprodukte hält, wie ich selbst. Freilich stimmt damit die Ausführung *Tschiriew*'s (S. 94), wonach die von *Ranvier* empfohlene und als „côté original" besonders anerkennend hervorgehobene Behandlung der Objecte vor der Vergoldung mit Citronensaft, deren sich T. bediente, den Vorzug habe — „de n'altérer en aucune façon les éléments dont se composent les tissus, et de ne pas modifier leur forme et leurs rapports normaux" — durchaus nicht überein und ich kann daher die auf jene Methode allein hin constatirte, besondere Nervenendigungsweise „en grappes" nicht anerkennen, obwohl ich wenig dagegen habe, wenn man die Endläppchen des Plattengeästes bei *Testudo*, Anguis fragilis und Lacerta, die sich mir im frischen Zustande schon entsprechend präsentirten, als traubig bezeichnen will.

Von Lacerta gibt *Tschiriew* (l. c. Pl. 11, Fig. 6 u. 7) Abbildungen der vergoldeten Nervenendigung, die sich in Nichts von denen *Ewald*'s und *Fischer*'s, derer dabei mit keinem Worte Erwähnung geschieht, unterscheiden, und es bilden dieselben eine so vollkommene Bestätigung meiner ersten und ältesten Darstellung der gelappten Endplatten im Nervenhügel, zugleich mit vollkommen treu, überaus deutlich zweimal in jeder Figur vorkommender Darstellung der Anastomosenbildung, dass man nicht begreift, wie *Tschiriew* dazu kam, die letztere im Texte zu bestreiten und meine ihm unzweifelhaft bekannten Anrechte auf den gesammten Befund zu umgehen. Dasselbe gilt von *Tschiriew*'s Bestätigung meiner Beobachtung mehrfacher Nervenendigungen an einer Muskelfaser bei Amphibien, wo der Verfasser meine Angaben, die ihm mindestens aus *du Bois-Reymond*'s Abhandlungen bekannt sein

müssten, ebenso übergeht, wie er diejenigen *Engelmann*'s bei der Beschreibung markloser epilemmaler Nerven ignorirt. Ob vergoldete Präparate für das Vorkommen markloser Nervenstrecken vor dem Ansatze an die Muskelfaser, ganz maassgebend seien, erörtert *Tschiriew* nicht und er unterlässt es auch anzugeben, wie jene Nerven im frischen Zustande oder nach dem Behandeln mit OsO_4 aussehen, was über die Frage viel besser und vielleicht allein entscheiden würde.

S. 103 schreibt *Tschiriew* die Beobachtung, dass der hypolemmalen Nervenendigung bei den Amphibien, speciell beim Frosche eine granulirte Umgebung (gekörnte Sohle) fehle, fälschlich *Ranvier* zu, obwohl er hätte wissen können, dass ich dies bereits vor 15 Jahren gegen *Engelmann* erwies, und dass *Ewald* auch mittelst der hier unberechtigter Weise für wesentlich gehaltenen Goldmethode, lange vor *Ranvier* zu dem gleichen Resultate gekommen war.

Hiernach enthalten die von *Tschiriew* formulirten Schlusssätze nichts Erwiesenes, das über meine 1868 in *Stricker*'s Handbuch gegebene Zusammenstellung hinausginge, denn neu und von allgemeiner Bedeutung würde unter jenen Sätzen nur der sein, dass die hypolemmale Verästelung bei der Schildkröte reducirt vorkomme: „à une simple tige terminale, munie parfois d'un noyau". Dies widerspricht aber des Autors eigener Beschreibung und Abbildung, da die erstere überall die „grappes" schildert, die hier, wie mich die Untersuchung frischer Objecte von Emys und von Testudo lehrt, wirklich existiren, insofern die Endigung oft in Terminalfasern von mässiger Complication mit kurzen Seitenlappen besteht, und da *Tschiriew*'s Zeichnung (l. c. Pl. 11, Fig. 3), welche bei *a* die einfachsten Verhältnisse wiedergeben soll, nicht nur statt der „einfachen" eine ┳ förmig getheilte, überdies im Verlaufe mit Läppchen besetzte Nervenfaser, sondern auch statt der einzigen, in unmittelbarer Nähe der bezeichneten, noch eine



Carl Winter's Universitätsbuchhandlung in Heidelberg.

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt

zweite ebensolche darstellt, welche ersichtlich derselben Muskelfaser angehört.

Erklärung zu Tafel I.

Mit Ausnahme von Fig. 16 sind sämmtliche Figuren mit dem *Oberhäuser*'schen Zeichnenprisma so copirt, dass sie zu Messungen dienen können, Fig. 11 u. 12 bei 440facher, die übrigen bei 160facher Vergrösserung.

Fig. 1. Goldpräparat aus dem Gastrocnemius des Frosches, nach *A. Ewald*'s Methode hergestellt, seit mehreren Jahren in Canadabalsam conservirt. Der markhaltige Nerv schlingt sich dicht um die Muskelfaser, an welche er vier Aeste erster Ordnung abgibt.

Alle folgenden Abbildungen bis Fig. 16 excl. beziehen sich auf Präparate der *Cohnheim*'schen Versilberungsmethode. Die als helle Silhouette auf braunem Grunde auftretenden Nervenendigungen wurden der einfacheren Herstellung wegen, in gewöhnlicher Contourenmanier dargestellt, die epilemmalen markhaltigen Nerven zur deutlicheren Unterscheidung, nach Art der frischen Nervenfasern charakterisirt, jedoch ohne Berücksichtigung der Scheidenkerne.

Fig. 2, 3, 4, 5 u. 6. Aus dem Gastrocnemius des Frosches: 1. *A*, *B*, *C*, *D*: vier durch Bindgewebe und Gefässe in situ erhaltene Muskelfasern; bei *B* war nur ein Theil der motorischen Nervenendigung sichtbar, die Gegend rechts durch Silberausscheidungen verdeckt.

Fig. 7. Schmale Muskelfaser aus dem M. Sartorius des Frosches; *a a* ringförmige Risse des Silbermantels, durch welche Muskelinhalt ausquillt, *b b* Muskelkerne, *c c* weisse, hypolemmalen Axencylindern mit Endknospen ähnliche Zeichnungen; in den benachbarten, mit vollkommenem Silbermantel versehenen Strecken der Muskelfaser finden sich keine Andeutungen von Nerven.

Fig. 8, 9 u. 10. Aus dem Sartorius des Frosches. *B B'*, Fig. 8, zwei Nervenendigungen an einer Muskelfaser. Das Präparat später in Balsam conservirt und zur Ansicht disponibel, besteht nur aus zwei Muskelfasern *B* und *C*, von mehr als 10 mm. Länge, obwohl die beiden Fasern wellig und in Spiralen umeinander gewunden verlaufen. In diesem Zustande liegt die in Fig. 8 an der Faser *B*, nahe dem einen Rissende befindliche Nervendigung etwa 6 mm. von der in Fig. 8 *A* dargestellten Fortsetzung der Muskelfaser entfernt. Die schmale Faser *C* erhält nur die eine in Fig. 8 dargestellte Nervenausbreitung. In Fig. 8 *A* liegen die Nerven z. Th. an der unteren Fläche der cylindrischen, (nicht platt gedrückten) Muskelfaser und sind zur Unterscheidung von den oberen schraffirt. Fig. 10. Zwei Fasern des Sartorius in situ.

Fig. 11. Motorische Nervenendigung aus dem Oberschenkel von Triton cristatus. Die Endfasern neigen gegeneinander; Endknospen sehr klein. *a* Muskelkern. Vergrösserung 440.

Fig. 12, 13, 14 u. 15. Nervenendigung aus den Rumpf- und Schenkelmuskeln vom Salamandra maculosa (bei 13 u. 15 mehrere Muskelfasern in situ). Endknospen fehlen gänzlich. Die zu den einzelnen Muskelfasern tretenden markhaltigen Nerven sind sehr schmal und von sehr dünnen Markscheiden umhüllt. In Fig. 15 sind bei *a* unter schwächerer Vergrösserung dieselben Bildungen, wie in Fig. 12 bei stärkerer Vergrösserung zu erkennen, aus welchen die Perlschnurformen der hypolemmalen Axencylinder hervorgehen.

Fig. 16. *A* frische Muskelfaser von Salamandra in $^1/_2$ procentiger NaCl-Lösung. *B* dieselbe Stelle 10 Minuten später abgebildet, um das Auftreten der blasigen Abschnürungen an den Endfasern zu zeigen. (Syst. 9. v. *Benèche*, Oc. 3. v. *Hartnack*, ohne Zeichnenprisma und ohne genaue Berücksichtigung der Vergrösserung gezeichnet).

Beobachtungen über markhaltige und marklose Nervenfasern.

Von

W. Kühne und **J. Steiner.**

Histologische Untersuchungen des Axencylinders sind entweder von dem Verhalten des axialen Antheiles markhaltiger Nerven oder von dem markloser Nerven im Allgemeinen ausgegangen. In letzterem Falle wurde vorausgesetzt, dass Nervenfasern jeden Fundortes sich gleich verhielten und dass dem, wegen seiner verborgenen Lage in Markscheiden, am wenigsten bekannten Axencylinder alle Eigenschaften der von vorneherein marklos gefundenen zukämen. Unter den zur Vergleichung herangezogenen marklosen Fasern sind zu unterscheiden solche, welche nie und nirgends Markscheiden erhalten und solche, welche Einschaltungen, Wurzeln oder Ausstrahlungen markumhüllter Axencylinder darstellen. Als Object für letztere dienen vorzugsweise die marklosen Stellen an den Schnürringen gewöhnlicher markführender Nervenfasern, oder die Fasern im Hirn und im Rückenmarke, welche nur stellenweise mit Mark überzogen sind, ferner die noch marklosen Ursprünge von Wurzelfasern aus den Ganglienzellen, besonders der grossen Zellen in den vorderen Hörnern der grauen Rückenmarkssubstanz, endlich die peripherischen, das Mark meist plötzlich verlierenden Ausstrahlungen sensibler und motorischer Nerven z. B. in der Retina, in der Cornea und in den quergestreiften Muskelfasern. Hier ist die Auswahl eine

grosse, das Object aber zu manchen Untersuchungen schwer herzustellen. Unter den nirgends markführenden, vom Ende bis zum Ursprunge nur aus reinen Nervenfasern, wie man sagen könnte, höchstens mit Bindegewebe verunreinigten Nerven bieten sich dar: das gesammte Fasersystem der Wirbellosen, das von Petromyzon, der Riechnerv einiger Wirbelthiere, einzelne im centralen Nervensystem gelegene sog. graue Fasermassen, und viele sog. sympathische Nerven. — Die Nerven der Wirbellosen jetzt schon zur Entscheidung subtiler Fragen über das Verhalten des Axencylinders der Vertebraten heranzuziehen, scheint nicht rathsam, und von den übrigen genannten Objecten sind wiederum nur wenige zu allen Zwecken brauchbar; die Nerven von Petromyzon nicht, weil sie zu sehr in anderen Geweben vergraben liegen, die grauen sympathischen Fasern nicht, weil sie gewöhnlich von zu vielen markhaltigen begleitet werden.

Als Muster der beiderlei marklosen Nerven sind fürs erste die durchsichtigen Lagen von Opticusfasern in der vorderen Schicht der Retina, fürs zweite die grauen Bündel des Riechnerven anzusehen. Es ist bekannt, dass *M. Schultze*'s Lehre von der mikroskopischen Uebereinstimmung aller Nervenfasern wesentlich durch diese Objecte beeinflusst wurde, und man kann in der That nichts Aehnlicheres sehen, als geeignet zerfaserte Präparate des retinalen Sehnerven und des N. olfactorius. Gegen *Schultze* anzunehmen, dass die durchsichtigen Bündel feinster Fibrillen nach ihrem Eingange in die Markhüllen des Opticusstammes zu dicken, nicht fibrillären Axencylindern würden, schien um so weniger berechtigt, je mehr Anlass vorhanden ist die Zahl einzelner Leitfasern, womit der Opticus dem Hirne zugeht, möglichst gross zu denken. Desshalb wird die Concession ziemlich allgemein gemacht, dass *M. Schultze*'s Auffassung beim Opticus zutreffe. Für andere Nerven berief sich *Schultze* auf ähnliche Ausstrahlungen, die wenigstens schliesslich zu ebenso feinen Fibrillen würden.

Man kann hier die Nerven der Cornea geltend machen, bei denen man sich jedoch fragen muss, wie es komme, dass die ersten stärkeren Fortsetzungen am Rande der Membran, nach Verlust der Markscheide nicht die deutlich gestreiften Bänder zusammengefasster feinster, leicht varicöser Fibrillen darstellen, welche die gleiche Gegend des Opticus darbietet. Schon hier entsteht der Verdacht, dass die feinsten Terminalfibrillen gegen das Centrum und am Epithel der Cornea nicht durch Auffaserung präformirter Bündel, sondern durch substantielle Theilung dickerer Axencylinder entstanden seien. Dass aber überall die Dicke des Axencylinders von der Zahl der in ihm vereinigten Primitivfibrillen abhänge, war *Schultze*'s Meinung und es blieb darnach kaum Hoffnung irgendwo echte Theilungen zu constatiren. Für die motorischen Nerven machte *Schultze* das gestreifte Ansehen des centralen Axencylinderursprunges an den grossen Ganglienzellen der vorderen Hörner geltend und gewiss sind seine Angaben darüber, wie über den fibrillären Bau eines Rindentheiles dieser Zellen und an den zahlreichen Fortsätzen derselben richtig. Von allen Fortsätzen ist aber keiner so wenig streifig, wie grade der sog. Axencylinderfortsatz, und wenn Etwas an diesem Objecte dem gewohnten Bilde der Retina oder des Olfactorius gleicht, so ist es das Aussehen der getheilten Ausläufer, nicht das des Einen kegelförmig entspringenden. Ausserdem haben wir an isolirten Objecten jeder Art (aus dem Ochsenrückenmarke) bemerkt, dass der Axencylinder eine Strecke weit von seinem Ursprunge in dem Grade weniger streifig wird, als er sich verschmälert. Im Laufe der motorischen markhaltigen Nervenfaser sind Axencylinder von auffällig fibrillärem Aussehen auch nicht constatirt; wir geben zu, dass die an den Schnürringen sichtbar werdenden, markentblössten kurzen Brücken leichte Längsstreifung zeigen können, vermögen darin aber noch keinen Beweis für die geforderte Structur des Axencylinders zu erkennen, da man hier mehr von der inneren Hornscheide, als

von der von dieser eingeschlossenen nervösen Masse zu sehen bekommt. Was endlich unseres Erachtens zum Aufgeben von *Schultze*'s Lehre in deren Allgemeinheit zwingt, das ist das Verhalten der marklosen Ausstrahlung an der Peripherie des motorischen Nerven. Kein hypolemmales Nervengeäst zeigt fibrillären Bau, auch nicht unter dem Einflusse irgend eines der zur Erkennung desselben von *Schultze* vorgeschlagenen Mittel, während hier der Ort wäre, wo sich jene Structur am besten enthüllen müsste.

Es ist charakteristisch für die Entwicklung der Physiologie seit *Joh. Müller*'s Tode, dass die sehr verbreitete Auffassung vom Baue des wesentlichsten Antheiles aller Nervenfasern, welche der competenteste Histologe seiner Zeit vertrat, nicht einmal zum Widerspruche reizte, obgleich dieselbe einen fundamentalen Satz der gesammten Nervenphysiologie antastete. Da wir wissen, dass eine getheilte motorische Nerven(primitiv)faser Reize, welche nur einen der aus der Theilung entsprungenen Aeste erreichen, von der Theilungsstelle aus auf alle übrigen Aeste überträgt, so musste man entweder *Schultze*'s Hypothese modificiren und die Primitivfibrillen, obschon sie grade der Theilungen wegen angenommen waren, sich selber theilen lassen, oder den Satz von der isolirten Nervenleitung aufgeben. Zu der letzteren Umwälzung kann aber Niemand die Hand bieten, bezüglich der Fibrillen so wenig, wie hinsichtlich der stärkeren markhaltigen Fasern, denn wie wollen wir das Unterscheidungsvermögen unserer Retina begreifen, wenn einige erregte Fibrillen in den zum Opticus gehenden Bündeln auch nur ihre nächsten Nachbarn mit erregten, oder wie sollte dann noch die Einschränkung motorischer und sensibler Impulse auf gewisse Bahnen der centralen grauen Substanzen verstanden werden? Es bliebe so nur übrig den zu centrifugal leitenden, stärkeren Axencylindern vereinigter Fibrillen ein ganz abweichendes Verhalten zuzuschreiben,

oder den Zweizipfelversuch des Einen von uns für unzuverlässig zu halten. Der Versuch am gespaltenen Froschsartorius ist indess als demonstratives Experiment bereits so eingebürgert und jedes Einwandes enthoben, dass er das Experimentum crucis gegen die *Schultze*'sche Lehre bleibt. Nicht minder gilt dies von der Uebertragung des Versuches auf das electrische Organ des Malopterurus durch *Babuchin*, denn wenn dieselbe erfolgreich ist, was nicht bezweifelt wurde, so lehrt das Schlagen des ganzen vorderen Organabschnittes auf Reizung eines hinten herausgehenden Nervenästchens, das mit dem Stamme, wie mit allen kopfwärts gelegenen Aesten continuirlich verbunden ist, entweder (nach *Schultze*'s Hypothese) Flankenübertragung des Reizes weniger Fibrillen auf eine ungeheure Zahl benachbarter, oder in glänzendster Weise rückläufige Leitung durch die ganze, einzige Nervenprimitivfaser, welche *Bilharz* entdeckte. Es ist die Hoffnung nicht aufzugeben, dass noch einmal ein in Europa erreichbares Object gefunden werde, das den Zweizipfelversuch am Froschsartorius ersetze und zum weiteren Beweise der doppelsinnigen Nervenleitung an einer, wie beim electrischen Organe herauszuschälenden Primitivfaser, welche oberhalb Zweige abgibt, verwendbar werde.

Wohin einseitig mikroskopisch-anatomische Untersuchung führe, darüber dürfte das Schicksal der Annahme vom fibrillären Baue des Axencylinders belehrt haben, und die Folge wird vermuthlich lehren, dass auch einseitig physiologisch-experimentelle Bearbeitung der Nervenhistologie keine bessere Aussichten hat. Bei den ausserordentlichen Schwierigkeiten, womit die Untersuchung des markumhüllten Axencylinders zu kämpfen hat, haben wir es für erspriesslich gehalten, marklose Nervenstämme, unter denen wir leider nur über solche verfügten, die nicht aus markhaltigen hervorgehen, eingehenderen Untersuchungen zu unterwerfen. Von letzterem Umstande abgesehen, fanden wir ein unerwartet günstiges

Object in dem von *M. Schultze* so sorgfältig studirten N. olfactorius einiger Fische. Wie es scheint ist der Riechnerv der Fische überall marklos, wo er aus einem besonderen, vor dem Grosshirn gelegenen Lobus entspringt, während er da, wo jene Ganglienmassen peripher liegen, zwischen einem mehr oder minder weit aufwärts gelegenen Orte und dem Hirn einen zarten markhaltigen Strang bildet, wie dies z. B. bei der Barbe der Fall ist. Solche weisse Riechnerven scheinen im allerfrischesten Zustande schon kleinste Markvaricositäten zu besitzen, wenn man sie aber sofort in OsO_4 von 1 pCt. wirft, so findet man die äusseren und dem Schnitte nahen Fasern höchstens etwas knorrig contourirt, nicht mit wirklichen Markspindeln oder -Tropfen besetzt. Ins Innere dringt die härtende und fixirende Säure allerdings nicht rasch genug ein, um an den erstaunlich feinen, wahrscheinlich aller weiteren Einzelscheiden entbehrenden Fasern, die seit *Ehrenberg* bekannten Varicositäten zu verhindern. Unter den marklosen Riechnerven fanden wir keinen, namentlich für experimentelle Untersuchungen so geeignet, wie den des Hechtes; wir haben diesen besonders zur Feststellung des electromotorischen Verhaltens benützt.

Der Nervus olfactorius des Hechtes.

Die Präparation dieses Nerven ist bei einiger Uebung keine schwierige und eine ziemlich schnell ausführbare Arbeit. Die zur Verwendung kommenden Hechte müssen etwa $^1/_2$ Meter lang sein; bei grösserer Länge des Fisches fällt auch die Länge des Geruchsnerven noch bedeutender aus. Man beginnt die Präparation damit, dass man den Hecht köpft. Der Kopf wird auf ein Handtuch gelegt, dessen Zipfel man ihm durch das Maul zieht, worauf er bequem zu fixiren ist. Die Schädeldecke, welche nach oben gerichtet ist, wird in der ganzen Mittelregion bis hinab zu den Nasenlöchern mit Hülfe eines gewöhnlichen Scalpells von

ihrer Haut entblösst; der Knochen, auf den man jetzt stösst, wird mit Hülfe der Knochenzange in gleicher Ausdehnung entfernt. Darunter befindet sich die Knorpellage, welche das Gebiet deckt. Der Knorpel ist von bläulich-weisser Farbe und durchscheinend, eine Eigenschaft, welche die Aufgabe, den vorderen Theil der Gehirnkapsel zu bestimmen und zunächst nur diesen zu eröffnen, erleichtert. In derselben findet man nach Entfernung einigen zarten, fettführenden Gewebes die beiden Grosshirnlappen, an deren vorderem, freien Rande sich zwei leichte Anschwellungen befinden, von denen aus man zwei dicht neben einander liegende, graue Nerven nach vorn hin verlaufen sieht: die beiden N. olfactorii. Trägt man mit dem Messer gegen die Nase hin die Knorpellage noch weiter ab, so übersieht man die beiden Nerven in ihrem ganzen Verlaufe bis zur Nase. Doch liegen sie nicht frei, sondern in einen knorpeligen Kanal eingeschlossen und zwar hirnwärts darin frei liegend, nasenwärts durch kurzes Bindegewebe fest angeheftet. Man erreicht seinen Zweck am besten, wenn man mit dem Messer den peripheren Theil des Kanals aufschneidet und den Nerven mit einer kleinen Scheere von dem umgebenden Bindegewebe loslöst, nachdem man das Geruchsorgan mit der Scheere herausgeschnitten und mit der Pincette gefasst hat. Nach dem Hirn vorgehend kommt man zuletzt an einen Punkt, wo der ganze Nerv mit dem Lobus olfactorius schwachem Zuge leicht folgt. Um ganz sicher zu gehen, kann man den Nerven vorher an seiner Grenze gegen den centralen Lobus hin quer durchschneiden.

Auf diese Weise erhält man ein Präparat, das aus dem Geruchsnerven und dessen peripherem Endorgan besteht. Nach Entfernung des letzteren kann man an dem Nerven immer zwei Theile unterscheiden: den centralen, der vollkommen durchscheinend ist und die Dicke des peripheren Theiles eines N. ischiadicus von mittelgrossen Fröschen hat, und den peripheren Theil,

welcher nicht so durchscheinend aber deutlich kolbig angeschwollen ist. Zum Versuche eignet sich nur der centrale Theil, nicht der periphere (aus noch zu erwähnenden Gründen), doch schneidet man den letzteren nicht ab, sondern benutzt ihn sehr bequem als Handhabe, um den Nerven Electroden anzulegen, umzuwenden u. s. w.

Die ganze Präparation nimmt 7—10 Minuten in Anspruch, während welcher Zeit der Kopf fast regelmässig seine rhythmischen Athembewegungen fortsetzt, sodass man den endlich frei präparirten Geruchsnerven als vollkommen überlebend betrachten darf.

Electromotorische Wirksamkeit des N. olfactorius.

Es handelte sich zunächst darum, den marklosen Riechnerven auf seine electromotorische Wirksamkeit im Zustande der Ruhe zu prüfen, insbesondere zu ermitteln, ob das von *du Bois-Reymond* für den markhaltigen Nerven gefundene Gesetz des Nervenstromes [1]) für denselben Gültigkeit habe.

Als ableitende Electroden wurden *du Bois-Reymond*'s Thonstiefelelectroden verwendet, als Rheoskop eine *Wiedemann*'sche Bussole neuester Construction nach *du Bois-Reymond*; dieselbe war mit Hülfe des *Hauy*'schen Stabes nahezu aperiodisch gemacht. Ein *Daniell*'sches Element mittlerer Grösse diente als Maasskette und das Rheochord bestand aus einem Kupferdraht von einem Millimeter Durchmesser und 500 mm. Länge. Die Aufstellung aller dieser zum Messen electromotorischer Kräfte am Nerven nothwendigen Hülfsmittel entsprach den von *du Bois-Reymond* vorgeschriebenen Regeln [2]).

---

[1]) Unters. ü. thier. Electrct. Berlin 1879. Bd. II, S. 262.

[2]) Ges. Abhandl. zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik. Leipzig 1875 u. 1877. Bd. I u. II.

I.

N. olfactorius des Hechtes.

Bezeichnung der Ableitungspunkte.	Electromot. Kraft in Compensatorgr.	Bemerkungen.
I. Künstlicher Querschnitt und Mitte des natürlichen Längsschnittes.	195	Querschnitt negativ.
II. Künstlicher Querschnitt und ein dem Querschnitt näher gelegener Punkt des Längsschnittes.	185	Querschnitt negativ.
III. Zwei Punkte des Längsschnittes, ungleich weit vom Aequator entfernt.	60	Der dem Aequator näher gelegene positiv.
IV. Zwei zum Aequator symmetrische Punkte des Längsschnittes.	3	Also fast stromlos.

Dies Beispiel zeigt, dass das für den markhaltigen Nerven aufgestellte Gesetz des Nervenstromes in gleicher Weise auch dem marklosen Nerven zukommt [1]).

Das weitere Interesse dieser Versuche knüpfte sich an die Frage, in welchem Verhältnisse die electromotorische Kraft des marklosen zu den markhaltigen Nerven des Fisches und besonders des Frosches steht.

Um die electromotorische Kraft des Riechnerven mit einem uns bekannten Werthe zu vergleichen, wird diejenige Combination hergestellt, welche *du Bois-Reymond* für diesen Zweck angegeben hat [2]). An die Stelle des Rheochords von Kupferdraht wurde ein solches von feinem Platindraht gesetzt in einer Länge von 1000 mm., dessen Graduationsconstante 0,0005 D. beträgt.

II.

N. olfactorius des Hechtes.

Zeit.	Ausschlag in Skalentheilen.	Anzahl derselben.	Compensatorgrade.	Bemerkungen.
10 Uhr 16 Min.	550—280	270	40	
10 „ 21 „	541—295	246	28	
10 „ 26 „	540—355	185	22	

[1]) Ein markloser Nerv des Krebses ist, wie *Funke*'s von *Grünhagen* herausgegebene Physiologie S. 485 angibt, schon electromotorisch wirksam gefunden worden. Die Originalnotiz war uns nicht zugänglich.

[2]) Ges. Abhandl. Bd. II. S. 234 und 238.

III.

Olfactorius 1.

Zeit.	Ausschlag in Skalentheilen.	Anzahl derselben.	Compensatorgrade.	Bemerkungen.
10 Uhr 12 Min.	485—80	405	33	
Olfactorius 2.				
10 Uhr 32 Min.	472—240	232	21	
IV.				
?	517—0	517	43	
V. **Ein Ast des N. trigeminus des Hechtes** (von den Dimensionen eines peripheren Ischiadicusstückes des Frosches).				
?	422—345	77	4	
VI. **Nervus opticus des Hechtes** (sehr dicker, markhaltiger, flacher Nerv von ca. 2 mm. kleinstem Durchmesser).				
?	420—60	360	22	
VII. **N. ischiadicus des Frosches.**				
?	378—291	87	12	centrales Stück.
?	375—342	33	4	peripheres Stück.

Führt man nach den gewonnenen Resultaten, die alle auf Untersuchung möglichst frischer Nerven beruhen, die Rechnung aus, so erhält man:

Bezeichnung des Nerven.	Electromotorische Kraft in *Daniell.*
N. olfactorius des Hechtes	
(höchster Werth) . .	0.0215
(niedrigster Werth) .	0.0105
N. ischiadicus des Frosches	
(centrales Stück) . . .	0.0060
(peripheres Stück) . .	0.0020
N. trigeminus des Hechtes	0.0020
N. opticus des Hechtes .	0.0100

Daraus ist zu ersehen, dass die electromotorische Kraft des marklosen Riechnerven des Hechtes bedeutend grösser ist, als die

eines markhaltigen Froschnerven. Betrachten wir selbst den Werth der electromotorischen Kraft für das centrale Ischiadicusstück, das grössere electromotorische Kraft besitzt, als das periphere, so ist jener immer noch nur halb so gross, als der niedrigste Werth für den Olfactorius. Ebenso ist zu entnehmen, dass auch der markhaltige Nerv desselben Fisches, der gewählte Ast des Trigeminus, welcher in seinen Dimensionen dem Riechnerven etwa gleichkam, ebenfalls eine viel geringere electromotorische Kraft besitzt, als jene. Erst der markhaltige N. opticus, dessen Querschnitt um viele Male grösser ist, als der des Olfactorius, erreicht den niedrigsten Werth, den wir für den Riechnerven berechnet haben.

Die Ueberlegenheit des Riechnerven über den Hüftnerven des Frosches bezüglich der electromotorischen Kraft lässt sich noch kürzer durch die Oppositionsmethode darthun, indem man die beiden Nerven in umgekehrtem Sinne in den ableitenden Kreis aufnimmt. Die Anordnung war so getroffen, dass zwischen die beiden Thonstiefelelectroden als dritte Electrode, die hierfür nöthig wird, ein auf einem Glasfuss ruhendes Säulchen desselben Modellirthones gesetzt wurde, der zur Herstellung auch der beiden anderen Electroden gedient hatte. Mit Hülfe dieser drei Electroden liess man den N. olfactorius des Hechtes und das centrale Stück des N. ischiadicus eines grossen Frosches in mehreren Versuchen gegen einander wirken. Stets überwog der Strom des N. olfactorius. Dieses Plus wurde jedesmal compensirt und konnte demnach ebenfalls in *Daniell*'s ausgedrückt werden.

VIII.

Bei Opposition des Hechtolfactorius gegen das centrale Stück eines Froschischiadicus überwiegt die Kraft des ersteren um 15 mm. des Compensators, d. h. um 0,0075 D.

IX.

In einem anderen gleichen Versuche überwiegt der Olfactorius um 5 mm., d. h. um 0,0025 D.

X.

Bei der Opposition des Olfactorius gegen einen gleich dicken Trigeminusast des Hechtes überwiegt der erstere ein Mal um 36 mm., ein anderes Mal um 38 mm. des Compensators, d. h. um

0,0180 und 0,0190 D.

Es erscheint demnach erwiesen, dass der marklose N. olfactorius des Hechtes electromotorisch wirksamer ist, als markhaltige Nerven desselben Thieres, oder solche des Frosches von möglichst gleichen Dimensionen [1]).

Wenn man nach der Ursache der electromotorischen Ueberlegenheit des marklosen über den markhaltigen Nerven fragt, so kann man annehmen, dass entweder die specifische electromotorische Wirksamkeit der marklosen Nervenfaser eine grössere ist, als die des markhaltigen, oder man kann vermuthen, dass das Nervenmark der markhaltigen Nervenfaser selbst electromotorisch unwirksam und diese Kraft nur dem Axencylinder eigen wäre, sodass der gleiche anatomische Querschnitt eines marklosen und markhaltigen Nerven durchaus nicht ihren gewissermaassen electromotorischen Querschnitten entsprechen könnte, und es würde für den markhaltigen Nerven ein gleicher electromotorischer Querschnitt, wie ihn der marklose Nerv besitzt, erst dann erreicht sein, wenn der anatomische Querschnitt des ersteren den des letzteren um so viel übertrifft, als eben dort das Mark im Querschnitt einnimmt.

Letztere Erklärung, für welche wir uns entschieden haben, dürfte den Sachverhalt richtig treffen.

Die Folgerung, dass die electromotorische Wirksamkeit der markhaltigen Nerven nur dem Axencylinder ohne

[1]) Die Werthe, welche *du Bois-Reymond* (vergl. ges. Abhandl. S. 250) für die electromotorische Kraft des Froschnerven gefunden hat, übertreffen unsere Werthe sehr bedeutend. Wir durften aber gegen die grössten Berliner Frösche nur etwa mittelgrosse Frösche benutzen, deren n. ischiadic. ungefähr den gleichen Querschnitt wie der Riechnerv des Hechtes besassen.

Betheiligung des Nervenmarkes zukommt, glauben wir besonders hervorheben zu dürfen.

Um den Gang der zeitlichen Abnahme des Olfactoriusstromes zu sehen, wurden die folgenden Beobachtungen angestellt. Gleichzeitig sollte entschieden werden, ob die Anlegung eines neuen Querschnittes ein Wachsen der electromotorischen Kraft hervorruft.

XI.

N. olfactorius des Hechtes.

Zeit.	Ausschlag in Skalentheilen.	Anzahl derselben.	Compensatorgrade.
10 Uhr 16 Min.	550—280	270	40
10 „ 21 „	541—295	246	28
Neue Anlage.			
10 „ 36 „	522—415	107	8
10 „ 41 „	510—418	92	7
10 „ 48 „	495—420	75	5
10 „ 57 „	475—418	57	3
Anfrischen des Querschnittes.			
11 „ 4 „	462—170	392	55
11 „ 10 „	457—215	242	49
11 „ 25 „	438—310	118	26
Anfrischen des Querschnittes.			
11 „ 27 „	435—0—∞	?	48
XII.			
10 Uhr 32 Min.	472—240	232	21
10 „ 41 „	?	?	10
10 „ 52 „	?	?	4
Anfrischen des Querschnittes.			
10 „ 55 „	450—135	315	23

Dasselbe Verhalten, dass nach Anfrischen des Querschnittes der Strom wieder wächst, zeigen bekanntlich auch die markhaltigen Nerven [1]).

Reizung des marklosen Nerven.

Die Anordnung für die folgende Versuchsreihe war die gleiche geblieben, nur wurden zur Reizung des Nerven an den letzteren ein Paar Kupferelectroden angelegt, die durch einen Schlüssel

[1]) *du Bois-Reymond.* Untersuch. ü. thier. Electrict. Bd. II. S. 283.

zur secundären Rolle eines Schlitteninductoriums führten, dessen Hauptkreis durch einen *Daniell* gespeist wurde. Für die negative Schwankung des marklosen Nerven bekamen wir sehr hohe Werthe, nachdem wir erkannt hatten, dass das periphere, kolbige Stück des N. olfactorius für die Reizung unbrauchbar sei und dass man die Reizelectroden weiter centralwärts dem Nerven anlegen müsse. Wir hatten uns in Vorversuchen aus naheliegenden Gründen möglichst weit von den ableitenden Electroden entfernt und waren in Folge davon an das wenig erregbare periphere Stück des Nerven gelangt, das bei der Präparation zu leiden pflegt. Controlversuche lehrten, dass die Vorsicht gegen Stromschleifen zu weit gegangen war und dass man den ableitenden Electroden ohne Gefahr weit näher rücken kann.

XIII.

N. olfactorius des Hechtes.

Grosser Schlitten mit Eisenkern, *Helmholtz'*scher Vorrichtung und 1 Daniell im primären Kreise.

Ruhestrom in Compensatorgr.	Schwankung des Stromes.	Grösse derselben in Skalentheil.	Rollenabstand am Schlitten in Centimet.	Bemerkungen.
23	500—560	— 60	16	Der Nerv war schon vorher zu einigen Ablesungen in Betreff der electromotorischen Kraft gebraucht!
	510—600	— 90	14	
	515—605	— 90	12	
	495—590	— 95	Pole gewechselt	
	497—523	— 26	16	
	502—517	— 15	17	
	506—509	— 3	18	
	515—549	— 34	14	
	518—554	— 36	13	
	502—547	— 45	12	
	521—541	— 20	12	nach 5 Minuten.
	0	0	nach Durchschneiden und Wiederankleben, selbst bei übereinandergeschobenen Rollen.	

XIV.

N. olfactorius des Hechtes.

Ruhestrom in Compensatorgr.	Negative Schwankung.	Grösse derselben.	Rollenabstand am Schlitten in Centimet.	Bemerkungen.
36	530—549	— 19	16	
	520—570	— 50	14	
	540—654	—114	$6^1/_2$	übereinandergesch. Rollen.

XV.

Ruhestrom in Compensatorgr.	Negative Schwankung.	Grösse derselben.	Rollenabstand am Schlitten in Centimet.	Bemerkungen.
?	205—218	— 15	16	
	215—251	— 36	12	
	224—295	— 71	$6^1/_2$	
	230—300	— 70	$6^1/_2$	
	220—304	— 84	$6^1/_2$	
	230—276	— 46	10	nach einer Ruhepause.
	XVI.			
?	318—384	— 66	10	
	348—408	— 50	8	
	365—382	— 17	16	
	378—440	— 62	$6^1/_2$	
	XVII.			
	N. ischiadicus des Frosches (Vergleich).			
12	250—273	— 23	12	
	254—280	— 26	10	
	260—289	— 29	8	
	264—294	— 30	$6^1/_2$	
	287—310	— 23	16	nach einer Ruhepause.
	318—336	— 18	12	
	322—338	— 16	Pole gewechselt	

Die Werthe, welche wir in diesen Versuchen für die negative Schwankung der Geruchsnerven erhalten haben, sind sehr constant und von bedeutender Grösse. In Anbetracht der hohen electromotorischen Wirksamkeit des Riechnerven gilt, wenn wir das Resultat auf sämmtliche marklose Nervenfasern ausdehnen dürfen, auch für letztere die Regel, dass die negative Schwankung unter Anderen eine Function des sog. Ruhestromes ist.

Bei den hohen Werthen, die wir für die negative Schwankung des Riechnerven erhalten hatten, konnte man an die Möglichkeit denken, durch Tetanisiren des einen Nerven von einem zweiten ihm angelegten Nerven secundäre Wirkungen zu erhalten, ähnlich dem secundären Tetanus vom Muskel aus. Allein dieser Versuch ist, wie alle seine Vorgänger, missglückt, obgleich wir ihn unter den günstigsten Bedingungen angestellt haben. Es erscheint demnach

die Schwankungswelle des Nerven, im Gegensatz zu der des Muskels, nicht fähig, einen zweiten Nerven zu erregen.

Endlich wirkte die chemische Reizung mit concentrirter Kochsalzlösung und Glycerin ebenso wie bei den markhaltigen Nervenfasern: wurde concentrirte Kochsalzlösung an den Querschnitt des N. olfactorius gebracht, so sahen wir negative Schwankungen von 10—12, bei Glycerin von circa 5 Skalentheilen.

Die chemische Reizung ist offenbar auffallend wenig wirksam, aber man hat zu berücksichtigen, worauf auch schon früher aufmerksam gemacht worden ist (*du Bois-Reymond*), dass das chemische Agens in sehr ungleicher Zeit in die einzelnen Abtheilungen des Nerven eindringt und so niemals die totale Summe des Reizeffectes am Galvanometer zur Anschauung bringt.

Der electrische Leitungswiderstand des N. olfactorius vom Hecht.

Die hier auszuführende Widerstandsbestimmung hatte nur den Sinn, den Widerstand des marklosen mit dem des markhaltigen Nerven zu vergleichen, um zu erfahren, welcher von beiden dem anderen überlegen, oder ob ihr Widerstand etwa gleich gross sei. Desshalb genügte es durch das Rheochord einen Strom abzuzweigen und den Ausschlag zu beobachten, einmal wenn der N. olfactorius stromlos in den Messkreis aufgenommen war und ein zweites Mal ein Hüftnerv des Frosches von gleicher Länge und möglichst gleichem Querschnitt. Das Resultat war folgendes:

N. olfactorius	:	511—413	=	98 Skalentheilen.
Frosch (periph.	:	511—400	=	111 ,,
„ N. ichiad.)	:	511—404	=	107 ,,
,, ,,	:	514—410	=	104 ,,
N. olfactorius	:	527—430	=	97 ,, .

Demnach wäre der Leitungswiderstand des marklosen Nerven grösser, als der des markhaltigen. Die Differenzen sind aber nicht bedeutend und wenn man die Schwierigkeit erwägt, beide Nerven ihrer Länge und ihrem Querschnitte nach vollkommen gleich zu erhalten, so erscheint es geboten, mit Vernachlässigung jener Differenz, den electrischen Leitungswiderstand in beiden Fasergattungen gleich zu setzen, aber wohlgemerkt nur für die hier ausgeführte Längsdurchströmung; wie sich das Verhältniss bei querer Durchströmung[1]) gestalte, haben wir nicht untersucht.

Aus dem Resultate dieser Widerstandsbestimmung würde zu folgern sein, dass der galvanische Leitungswiderstand von Nervenmark und Axencylindern ungefähr gleich ist.

Nach den vorstehenden Beobachtungen besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen den electrischen Eigenschaften der marklosen und der markhaltigen Nerven weder in der Ruhe noch in der Thätigkeit, oder im gereizten und ungereizten Zustande. Dennoch fanden wir das sonstige, namentlich das histochemische Verhalten sehr verschieden von dem bisher dem markumhüllten Axencylinder zugeschriebenen.

Der von der stark alkalischen Lymphe durch gründliches Spülen mit Salzwasser möglichst gesäuberte Nerv gibt auf violettem Lackmuspapier oder gegen ein ebenso gefärbtes Gypstäfelchen gehalten, einen deutlich blauen Fleck. Wir haben uns nicht recht überzeugen können, dass sich die Reaction durch Reizung des Nerven am einen Ende ändere, oder dass derselbe nach 1—2tägigem Aufbewahren im feuchten Raume sauer werde. Nur wenn man die Nerven frisch oder abgestorben gegen die farbige Fläche zerquetscht, wird die blaue Reaction weniger deutlich, was auf alkalische Umhüllungen und eine weniger alkalische,

---

[1]) Vergl. *L. Hermann*. *Pflüger*'s Archiv 1872. Bd. V. S. 223 u. f.

vielleicht selbst saure Binnensubstanz deutet. *Gscheidlen*'s[1]) Beobachtungen an der frischen grauen Substanz des Hirnes und Rückenmarkes, sowie die von *Chodin*[2]) an der Kaninchenretina lassen mit der unsrigen zusammengehalten, der Meinung Raum, dass die eigentliche Nervenfaser, selbst lebend schwach sauer reagire. Unzweifelhaft ist eine Trübung des Olfactorius beim Absterben: der glashelle, oder wie man sagt, graue Nerve wird weiss. Dieselbe Veränderung erfolgt sehr rasch beim Eintauchen in NaCl von 0,75 pCt. von 45° C., was nicht in Uebereinstimmung mit der ziemlich langen Erhaltung der Erregbarkeit von Froschnerven bei dieser Temperatur steht.

Besondere Beachtung haben wir den Quellungserscheinungen des Olfactorius gewidmet, veranlasst durch die Beobachtungen des Einen von uns über die merkwürdige Anschwellung markumhüllter Axencylinder des Frosches in OsO_4 von 0,1—0,2 pCt. Die weitere Verfolgung dieser auffallenden Erscheinung ergab zunächst den Grund, weshalb sie früher nicht bemerkt worden. Es ist dazu sehr rasches Eindringen der Säure und einige Erleichterung des Quellens durch Entfernung der äusseren Hindernisse erforderlich. Man erzielt jene riesigen, in vielen Fällen die stärksten markhaltigen Nervenfasern um das 6fache an Dicke übertreffenden Axencylinder am Besten, indem man ein etwa 1 Centimeter langes Nervenstück von der Dicke einer Rückenmarkswurzel des Frosches rasch und stark, unter Herstellung vieler Querrisse in einem guten Tropfen der Säure zerfasert. Was dann von den Nervenfasern vereinzelt oder am Rande dünnerer Bündel liegt, verfällt der Quellung, sowohl am Marke[3]), wie im Axency-

---

[1]) *Pflüger*'s Arch. VIII. S. 171.

[2]) Wiener acad. Ber. 1877 19. Juli.

[3]) Am Marke wurde Aehnliches auch von *Ranvier* (Leçons. Syst. nerv. I. S. 72) beschrieben und Pl. I Fig. 8 abgebildet, doch müssen wir hervorheben, dass die von uns beobachtete Markquellung bis 10fach stärkere Verdickungen erzeugte, als *R.* abbildet.

linder und besonders sind es die queren Rissstellen, aus welchen die letzteren wie gewundene Därme heraustreten. Es wäre Niemand im Stande von diesen Gebilden zu sagen, was sie etwa seien, wenn man nur ein Stück davon, ohne den Zusammenhang mit der Ausmündung an der Markröhre zeigte: man würde eher auf eine der Zellen beraubte M. propria einer tubulösen Drüse verfallen, als auf etwas Nervöses; doch sind die Contouren für die meisten M. propriae nicht derbe genug. Wir haben uns sehr bestimmt überzeugen können, dass diese gequollenen Axencylinder eine eigene und sehr zarte Membran besitzen, sowohl an abgerissenen Enden, wo sich der Inhalt theilweise entleert hatte und ein fein gefaltetes Rohr hinterliess, wie an abgeknickten und abgewürgten Stellen. Behandlung mit sehr verdünnter Chromsäure oder mit Ammoniumbichromat erwies sich als das beste Mittel, den Inhalt etwas schrumpfen zu machen und die Membran als ein vollkommen glattes Häutchen abzuheben. Da Kalilauge von 1—5 pCt. den Inhalt, wie die Membran bald erweicht und zerfliessen lässt, so kann diese Membran nicht die innere Hornscheide sein; sie ist vielmehr eine neue Scheide, des an in einander gelegten Scheiden schon so reichen Nerven. Wir wollen sie als Axolemm bezeichnen und zweifeln nicht, dass auf dieses auch die gelegentlich an vergoldeten Endplatten und Endfasern in den Muskeln des Frosches von *A. Ewald* gefundenen[1]) farblosen Umsäumungen hypolemmaler Axencylinder zu beziehen seien, natürlich nicht, indem wir die bei *Ewald* abgebildete breite Umrahmung der schmalen und geschrumpften Faser für jene Scheide selbst halten, sondern in der Meinung, dass dort ein Hohlraum mit dem locker darin liegenden Schrumpfungsreste der Axencylinder von dem Axolemm umschlossen werde. Dieselbe Quellung, wie an Froschnerven, haben wir auch an denen der Fische, Reptilien

---

[1]) Vergl. *Pflüger*'s Arch. XII. Taf. VII. Fig. 6.

und der Säuger gesehen und nicht nur an peripherischen Fasern und denen der sensibeln und motorischen Wurzeln, sondern noch viel ausgeprägter an den stärkeren, der *Schwann*'schen Scheide entbehrenden in der weissen Substanz des Rückenmarks, während sie dort um so mehr vermisst wurde, je feiner die markführenden Fasern waren. Ferner gelang es bei keinem Thiere etwas davon an den Fasern des Opticus [1]) zu erzeugen; ebenso wenig an dem markhaltigen N. olfactorius der Barbe.

Legt man dünne Nerven unzerfasert oder wenig gelockert 12—24 Stunden in OsO_4 von 0,1 pCt., so werden sie bekanntlich um so härter und schwärzer, je grösser die absolute Menge der Säure ist. Wir bemühten uns vergeblich, hieran nachträglich ähnliche Quellungen durch andere Mittel zu erzeugen; weder verdünnte Alkalien, NH_3 oder HCl von 1—2 p. m. schlugen dazu an. Andrerseits gelang es aber auch nicht, die einmal gequollenen Axencylinder, oder deren dicke aufgeschwollenen Markschwarten durch concentrirte OsO_4 oder durch starke Salzlösungen wieder zum Abschwellen und Schrumpfen zu bringen.

Ausser der OsO_4 wissen wir kein Mittel, um die beschriebene Quellung an frischen markhaltigen Nerven hervorzubringen, abgesehen allenfalls vom destillirten Wasser. Der Effect desselben ist zwar nicht entfernt mit den beschriebenen zu vergleichen, da das Mark sich in ganz anderer Weise verändert und der Axencylinder die von *Rumpf* genauer beschriebenen Wandlungen erleidet; es kamen aber zuweilen Rissstellen vor, wo der Axencylinder sich ebenfalls als stark geschwollenes, helles, von einer gespannten Membran umgebenes Gebilde hervordrängte. Un-

---

1) Im N. Opticus des Kaninchens und des Frosches scheint es constant einige wenige Fasern zu geben, welche eine Ausnahme machen und in OsO_4 quellbare Axencylinder enthalten; die Quellung derselben ist aber schwächer, als bei anderen Nerven.

wirksam in dieser Hinsicht, fanden wir namentlich HCl von 0,1—0,5 p. Ct.

Wären nun marklose Nervenfasern, wie sehr allgemein angenommen wird, vollkommen identisch mit markumhüllten Axencylindern, so müssten die ersteren durch verdünnte OsO_4 ebenfalls zum Quellen gebracht werden können. Wir haben bemerkt, dass sie in dem Reagens auch wirklich quellen und zwar etwa soviel wie in Wasser, wenn man sie genau in derselben Weise, wie es vom Froschnerven angegeben wurde, damit behandelt, und dieser Quellungsgrad scheint allen peripheren marklosen Nerven eigenthümlich. Auch hier dürfen nicht unzerfaserte Massen in eine grössere Menge der schwachen OsO_4 für länger eingelegt werden, wenn man nicht statt Quellung, schwache Schrumpfung sehen will. Die schmalsten, passend als Primitivbündel zu bezeichnenden Fibrillengruppen, die wir aus dem Hechtsolfactorius, ohne Zerstörung der feinen, von *M. Schultze* [1]) beschriebenen Scheiden, erhalten konnten, zeigten indess besten Falls Anschwellungen im Verhältniss von 2:3 des Durchmessers, ziemlich genau von dem Grade wie nach Einwirkung destillirten Wassers, und wir haben die Vermuthung, dass dieselbe gar nicht von den Fibrillen, an welchen, wenn diese wirklich isolirt sind, der Feinheit wegen keine Messung möglich ist, herrührt, sondern von einer Zwischensubstanz, die an den Präparaten in Gestalt zahlloser kleinster Bläschen bemerkbar wird. An Riss- und Schnittenden quillt diese Masse mit den Fibrillen in Form einer Kappe aus, deren Umfang indess höchstens das Doppelte von dem des Bündels erreicht und in welchem die Fibrillen, wie die Haare eines an der Spitze gesprengten Pinsels stehen. Vollkommen hiermit übereinstimmend, fanden wir das Verhalten der Bündel markloser Opticusfasern aus der vorderen Schicht der Froschretina, während an den markführenden Fibrillen

---

[1]) *M. Schultze*: Unters. ü. d. Bau der Nasenschleimhaut u. s. w. Halle 1862.

des Olfactorius der Barbe und an den feinsten markbesetzten Fasern des Gehirns und des Rückenmarkes nicht einmal schwache Quellung zu bemerken war. Das Letztere mag z. Th. auf der Unmöglichkeit beruhen, den Durchmesser jener feinen Fasern zu schätzen, was um so schwieriger wird, als die zahlreichen darauf sitzenden Markspindeln ähnliche Schwellungen erleiden, wie die Markschwarten der Stulpen gemeiner Nervenfasern; jedenfalls kommt aber an diesen den Charakter der Fibrillen tragenden vereinzelten Nerven, ebenso wenig wie an den Fibrillenbündeln eine auch nur entfernt an die Aufblähung der gewöhnlichen Axencylinder erinnernde Schwellung vor. Es ist dies ein neuer Grund den Axencylinder weder mit den wirklich vorkommenden, aus Fibrillenbündeln bestehenden Nerven, noch mit den feinsten, solche einzelne Fibrillen darstellenden nervösen Fädchen für vollkommen identisch zu halten: wir halten es daher für um so erfreulicher, dass es gelang, in einer anderen wesentlichen Beziehung, nämlich im electromotorischen Verhalten, dennoch Uebereinstimmung der beiden Nervenarten zu erweisen.

Histochemische Untersuchungen über das Sarkolemm und einige verwandte Membranen.

Von **R. H. Chittenden.** Ph. B.
(aus New Haven. Conn. U. S. A.)

Hierzu Taf. II.

Das Sarkolemm hat bis heute weder in genetischer noch in histochemischer Beziehung eine gesicherte Stellung: es wird von Einigen als die Membran der embryonalen Zelle, aus welcher eine ganze Muskelfaser in letzter Instanz entstanden sein soll, von Anderen als Auflagerung aus dem Bindegewebe aufgefasst. Auch im letzteren Falle kann es die Zusammensetzung und das Verhalten von Zellhäuten besitzen, da die Zellen des Bindegewebes neben leimgebender und verkittender Substanz auch Membranen eigenthümlicher Elasticität, sowohl in Gestalt einseitiger, den Fibrillen zugewendeter Platten der Endothelien, wie geschlossener Säcke (an den Fettzellen) bilden. Dass das Sarkolemm nichts mit der Kittsubstanz des Bindegewebes gemein habe, zeigt seine Resistenz gegen verdünnte Alkalien, gegen Kalk- und Barytwasser und dass es kein Collagen sei, konnte man wissen, so lange als es bekannt ist, dass man in gekochtem Fleische, welches keine einzige Bindegewebsfibrille mehr enthält, noch Muskelfasern mit Sarkolemm findet. Wenn das Fleisch nach sehr verlängertem Kochen mit Wasser, oder mit Säuren aber schliesslich das Sarkolemm doch verlieren sollte, so würde dies Nichts für dessen collagene Natur beweisen, da unter denselben Umständen auch coagulirtes Albumin angegriffen, gelöst und selbst zersetzt wird. Die

Leimbildung kann ferner sehr befördert werden, ohne dass das Sarkolemm sich löst, wie dies am Besten aus *Kühne*'s Methode der Isolation von Muskelfasern in H_2O von 40° C. hervorgeht, nachdem das Zwischenbindegewebe mit schwachen Säuren behandelt worden. Am entscheidendsten gegen die collagene Natur des Sarkolemms sind aber die Beobachtungen von *Ewald* und *Kühne*, nach welchen es von alkalischen oder neutralen Trypsinlösungen verdaut wird, während die Fibrillen des Bindegewebes durch dieses Mittel völlig unangreifbar sind.

Auf Veranlassung von Prof. *Kühne* habe ich die letztgenannten, bisher nur sehr kurz veröffentlichten Versuche über das Verhalten des Sarkolemms bei der Verdauung wiederholt und einige weitere Erfahrungen über die Beschaffenheit dieser und einiger verwandten Membranen und geformten Stoffe des Thierleibes zu sammeln gesucht. Es schien dies um so nothwendiger, als die jüngste Literatur des Gegenstandes beweist, wie wenig verbreitet die zur histologischen Verdauungsmethode erforderliche Uebung noch ist und welchen Missverständnissen die Gewebsanalyse noch begegnet. In dem Folgenden wird darum das Untersuchungsverfahren ausführlicher, als es durch *Ewald* und *Kühne* bis jetzt geschehen, mitgetheilt und die Verwendung der Resultate zu Schlüssen in histochemischer Beziehung zu begründen versucht werden.

I. Verdaulichkeit des Sarkolemms.

1. Frisches Sarkolemm.

Als Verdauungsmittel wurde ausschliesslich Trypsin in neutraler oder in alkalischer 0,3 pCt. Soda enthaltender Lösung angewendet, da von der Pepsinverdauung wegen der gleichzeitigen Säurewirkung abgesehen werden musste. Die Trypsinlösung war nach *Kühne*'s Vorschriften[1]) aus fettfreiem Trockenpankreas mit

[1]) Vergl. Band I ds. Unters. S. 219.

Salicylsäure dargestellt und enthielt also stets etwas Natrium-salicylat. Wie das Benzoat wirkt auch das Salicylat etwas fäulnisswidrig, jedoch niemals zuverlässig und lange genug, um Thymolzusatz entbehrlich machen zu können; ich habe die fertige Lösung immer mit soviel einer 20 pCt. Lösung von Thymol in Alkohol geschüttelt, dass die Mischung 1 pCt. Thymol enthielt, was die Fäulniss auch bei wochenlanger Digestion vollkommen verhinderte. Die Wirksamkeit des Saftes war verschieden, je nach den verwendeten, im hiesigen Laboratorium vorräthig gehaltenen Trockenpankreas; es stellte sich heraus, dass eine Quantität desselben am schlechtesten wirkte, bei deren Darstellung die zerriebenen Drüsen nicht sofort in sehr bedeutende Mengen Alkohol gebracht waren. 1 Kilo Drüsenbrei soll erst in 12, zur zweiten Extraction in 8 Liter absoluten Alkohol gebracht werden.

Ob das Sarkolemm durch Trypsin verdaut werde, ist an einem ganzen Muskel schwer zu sehen. Ich versenkte frische Sartorien von sehr kleinen bis mittelgrossen Fröschen, an beiden Enden mit Fäden auf dem Objectträger befestigt, in die Lösung und untersuchte sie von Zeit zu Zeit. Anfänglich war Muskelverdauung ohne Benachtheiligung des Sarkolemms ganz unzweifelhaft, weil die in grobe Stücke zerbrochene, coagulirte Muskelsubstanz, welche flüssige, mit Körnchen erfüllte, verdaute Massen zwischen sich fasste, in den Schläuchen so zu bewegen war, dass auf Erhaltung dieser geschlossen werden konnte. Später, wo diese Erscheinungen wegfielen, waren geschlossene Röhren nicht mehr zu erkennen und auch nicht durch verdünnte Säuren, welche die bis dahin erhaltenen Fibrillen des Bindegewebes quellten, sichtbar zu machen.

Da *Ewald*'s und *Kühne*'s Angabe, dass frisches Sarkolemm verdaulich sei, vor einiger Zeit von *Froriep*[1]) bestritten worden,

[1]) Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1878 S. 416.

scheint es mir nöthig, das Verfahren genau anzugeben, wie man sich von der Richtigkeit jener Beobachtung überzeugt. Eine möglichst lang isolirte Muskelfaser aus dem frischen Sartorius des Frosches wird als alleiniges Object unter dem Deckglase verdaut und nach vorsichtiger Reinigung von dem im Dunstbade entstandenen Wasserbeschlage, mikroskopisch untersucht. Nach 1—2 Stunden findet man das Sarkolemm als weit abstehende, mit Querfalten und welligen Rändern versehene, sackartige Umhüllung die viel schmäler gewordene Muskelsubstanz einschliessend, also die Membran nicht etwa in Gestalt zweier feiner Linien, wie *Froriep* meint, an welchen sich nichts entscheiden liesse, sondern als ein überaus deutliches Object, dessen weitere Veränderungen sehr gut zu verfolgen sind. Der unverdaute Muskelrest pflegt sich in diesem Sacke häufig zu verschieben, so dass der letztere auf weite Strecken leer wird oder an einem Ende unvollkommen erfüllt bleibt. In andern Fällen gleitet die muskulöse Axe ganz heraus und die Membran liegt irgendwo, meist am Ende daneben. Ich habe an derartigen Objecten ausnahmslos gesehen, dass das Sarkolemm in Fetzen zerfällt und schliesslich ganz verschwindet zu einer Zeit, wo es noch beträchtliche Reste unverdauter Muskelsubstanz gibt. Das Sarkolemm ist also leichter verdaulich als sein Inhalt. Dass die Verdauungszeit bei unserer Beobachtungsweise 2—6 Stunden beträgt, ist kein Gegengrund und nicht auffallend, weil der Vorgang in dem capillaren Raume unter dem Deckglase ausserordentlich verzögert wird, und es sich um Wirkungen langsam diffundirender Stoffe handelt. Jedermann weiss, wie schlecht eine Verdauung ohne Umrühren oder unter Umständen verläuft, wo das Object am Boden und schliesslich in eine fast syrupöse Lösung von Verdauungsproducten eingehüllt bleibt. Das Trypsin hat zwar vor dem Pepsin den Vortheil, seine Wirkung auch in solchen Lösungen fortzusetzen, dieselbe wird aber natürlich sehr beschleunigt, wenn man die darüber be-

findlichen Antheile des Enzyms durch Umrühren zur Betheiligung mit heranzieht. Muskelfasern aus einer gewöhnlichen, geschüttelten Verdauungsprobe nach 1—2 Stunden herausgenommen, zeigen übrigens kein Sarkolemm mehr, aber es kann dies nichts für die Verdaulichkeit der Hülle beweisen, weil dieselbe abgeglitten, unkenntlich zusammengeballt, oder gar nicht mit in's mikroskopische Object gelangt sein könnte. Ich darf dem gegenüber auf die Sicherheit der Beobachtung nach der Verdauung unter dem Deckglase aufmerksam machen, die keinen Zweifel über die Verdaulichkeit frischen Sarkolemms in neutralem oder schwach alkalischem Trypsin lässt. Freilich erfordert das Verfahren Geduld und es kann auch missglücken, wenn sich so viel Tyrosin ausscheidet, dass das Object unklar wird; doch ist dieser Missstand zu verhüten, indem man nur gründlichst ausgedaute Trypsinlösungen, die längere Zeit kalt gestanden haben und von dem grössten Tyrosingehalte befreit sind, verwendet. Schliesslich habe ich nicht versäumt den Versuch mit zuvor gekochter, alkalischer Trypsinlösung anzustellen, um dem Verdachte, dass es sich um Alkaliwirkung handelte, zu begegnen, und ich brauche kaum zu sagen, dass sich das Sarkolemm sammt seinem Inhalte darin nach mehrtägiger Digestion unveränderlich zeigte.

2. Mit Alkohol behandeltes Sarkolemm.

Für unsere Zwecke vortrefflich und in grosser Länge isolirbar fand ich die Fasern eines Froschsartorius, den ich durch an die Enden befestigte Fäden in einer Glasröhre ausgespannt, 24 Stunden in absolutem Alkohol gehärtet und darauf mit Wasser ausgewaschen hatte. Die steifen, langen Muskelfasern, die ich durch Spalten und Aufreissen erhielt, hatten häufig noch ein sehniges Ende, zunächst meist mit einem langen Stücke leeren Sarkolemms versehen, oder boten anderswo grössere nur von dem Schlauche gebildete Unterbrechungen. Zu jeder Verdauung wurde nur eine solche Faser unter dem Deckglase ausgebreitet. In

der Regel zeigten diese Präparate nach einstündiger Verdauung die schon beschriebene merkwürdige Umwandlung des glatten Schlauches zu einem faltigen Sacke und man konnte sich hier überzeugen, dass diese weit abstehende Röhre nicht etwa deshalb zum Vorschein kam, weil die Muskelsubstanz entsprechend schmäler geworden war, sondern einen wirklich erweiterten Schlauch von offenbar ganz anderer Elasticität, als der des ursprünglichen oder mit Alkohol behandelten Sarkolemms darstellte. Die Erscheinung stellte sich sowohl in neutraler, wie in schwach alkalischer Trypsinlösung ein, je nach der Güte der Verdauungsmischung in 1—2 Stunden. Nach weiterer Verdauung wurde das umgewandelte Sarkolemm gelöst, etwa wie von den frischen Präparaten. Indess sind meine Erfahrungen wegen der leichteren Herstellbarkeit des letzteren Objectes und wegen der Eleganz desselben umfangreicher als an dem frischen; unter dem Deckglase gelang es das Sarkolemm mit den besten Trypsinlösungen schon in einer Stunde aufzulösen, während noch ein beträchtlicher muskulöser Rest übrig geblieben war; mit schlechteren Lösungen dauerte dies 8—20 Stunden. *Froriep* hat sich also auch darin geirrt, dass er das mit Alkohol behandelte Sarkolemm für unverdaulich hielt, aber seine Angaben erklären sich insofern, als längere Behandlung mit Alkohol die Membran wenigstens schwerer verdaulich macht, denn ich fand, dass dieselbe Trypsinlösung, welche die Fasern der 24 Stunden in Alkohol gelegten Muskeln in 1 Stunde des Sarkolemms beraubte, dazu 4 Stunden an Muskelfasern bedurfte, welche 4 Wochen in absolutem Alkohol aufbewahrt waren.

Die Verdauung der Muskelsubstanz wird durch vorgängige Behandlung mit Alkohol ausserordentlich verlangsamt.

3. Mit Osmiumsäure behandeltes Sarkolemm.

Mit oder ohne Spannung in OsO_4 gelegte Muskelfasern erleiden eine eigenthümliche, von dem Grade der Einwirkung ab-

hängige Veränderung, welche die Verdaulichkeit der Muskelsubstanz nicht vermindert, die des Sarkolemms vollkommen aufhebt. Indem ich gespannte Sartorien in OsO_4 von 0,5 pCt. legte, erhielt ich von der Oberfläche auf längere Strecken isolirbare Muskelfasern, die durch einen Ueberschuss des Reagens sehr intensiv gebräunt waren. An diesen wurde das Sarkolemm auch durch 8tägige Trypsinwirkung nicht mehr verändert, während die Muskelsubstanz sich spätestens in 12 Stunden ganz auflöste. In der verdünnten oder in einer unzureichenden absoluten Menge der Säure gelegene Muskelfasern fand ich leichter verdaulich, wie frische, aber das Sarkolemm nahm höchstens jene veränderte Elasticität an, durch welche es faltig wird und sich in die schon erwähnte, weit abstehende, sackartige Scheide verwandelt. In diesem Zustande bleibt es gegen die energischste und ausgedehnteste Trypsinverdauung resistent. Wie es scheint gehört nur geringe Verlängerung der OsO_4-Wirkung dazu, um auch diese Veränderung zu verhindern und man erhält dann ein Object, aus welchem das Trypsin die Muskelsubstanz ohne alle Schädigung des Sarkolemms entfernt. Hierin hat *Froriep* sich nicht geirrt und es beruhen darauf die hübschen Bilder, welche er durch Verdauung von Muskeln und deren Querschnitten erhielt, welche nichts enthielten, als collagene Fibrillen des Bindegewebes und Sarkolemm. Ich fand das Verfahren ausserdem ganz vorzüglich, um den Zusammenhang der Nerven mit den Muskeln oder des Sarkolemms mit der *Schwann*'schen Nervenscheide darzustellen, denn man hat es dabei in der Hand, lange ungefaltete, nur mit dünner, vollkommen ungetrübter Verdauungsflüssigkeit gefüllte Sarkolemmschläuche herzustellen, denen die Nervenscheiden als communicirende Röhren ansitzen, also dasjenige Präparat von grosser Sauberkeit und mit Ausschluss aller störenden Gewebe zu gewinnen, welches *Kühne*'s Darstellung vom Uebergange des Nerven zum Muskel demonstrirt. Es mag dazu gleich erwähnt

werden, dass ich überhaupt in keinem Punkte Abweichungen zwischen dem Verhalten des häutigen Antheiles der *Schwann*'schen Scheide und des Sarkolemms bemerken konnte, da nicht nur jene, frisch oder nach Alkoholbehandlung in Trypsin so verdaulich ist, wie es *Ewald* und *Kühne* angeben, sondern auch alle später von mir zu erweisenden Eigenthümlichkeiten des Sarkolemms in gleicher Weise an der *Schwann*'schen Scheide constatirt wurden. Die Abbildungen Fig. 4—6 zeigen mit Nerven besetzte Sarkolemme, deren Inhalt mehr oder minder vollständig entfernt worden. Natürlich schliessen die *Schwann*'schen Scheiden noch die vollkommen unverdaulichen Hornscheiden und das von der OsO_4 gefärbte Mark ein; unerwarteter Weise fand ich darin auch die Kerne noch erhalten, in Gestalt vergrösserter, sehr klarer Bläschen, während die Nervenendknospen, welche von *Kölliker*, *Ciaccio* und einigen anderen Mikroskopikern fälschlich für ebensolche Kerne ausgegeben wurden, mit den hypolemmalen Axencylindern vollständig verschwunden waren. Diese von *Kühne* als mit dem Axencylinder verbunden gefundenen Gebilde sind also auch in chemischer Beziehung etwas wesentlich Anderes, als die Kerne *Schwann*'scher Scheiden, wie dies schon in morphologischer Beziehung *Engelmann* anerkannt und neuerdings von *Ranvier*, der sie „noyaux de l'arborisation“ nennt, zugegeben wurde. Wie der Axencylinder aus den markführenden Scheiden nach der OsO_4- (und Alkohol-) Behandlung durch Trypsinverdauung lange vor der Muskelsubstanz schwindet, so werden auch die hypolemmalen Endfasern des Nerven sammt den Knospen schon vermisst, bevor die Muskelsubstanz ihrer Nachbarschaft sich verändert zeigt. Bei den Verdauungsversuchen an längeren, isolirten Muskelfasern des Froschsartorius stiess ich nicht gerade selten auf Präparate, wo die Faser, im Abstande von mehr als 1 Cm. zuweilen, zwei Nervenendigungen aufwies.

M i t O s m i u m s ä u r e und m i t A l k o h o l behandeltes Sarko-

lemm habe ich vielfach untersucht, weil es besonders bequem war, die aus der ersteren kommenden Muskeln nach dem Waschen mit Wasser in Alkohol aufzubewahren und weil sich dieselben dann von Neuem in Wasser gelegt, vorzüglich gut in ganzer Länge sammt [den zugehörigen Sehnenstreifen abfasern liessen. Das Verhalten derselben gegen Trypsinverdauung ist nur darin bemerkenswerth, dass das ganz unverdauliche Sarkolemm eine Muskelmasse einschliesst, welche je nach der Dauer der Alkoholwirkung schwer oder beinahe unverdaulich ist, während die hypolemmalen Nerven und deren Endknospen kaum resistenter gegen die Verdauung gefunden werden.

4. Erwärmtes und gesäuertes Sarkolemm.

Kühne's Methode der Isolirung von Muskelfasern durch Verwandlung des Zwischenbindegewebes in Leim, beruht auf der Eigenschaft des Collagens nach vorgängigem schwachem Ansäuern, bei 35—40° C. in H_2O löslich zu werden. Da das Sarkolemm dabei immer erhalten bleibt, so kann man schon nicht zweifeln, wie wenig dieses mit der leimgebenden Substanz gemein habe. Bekanntlich wird besonders solches Fleisch, dessen Fasern durch mässig entwickeltes Bindegewebe verbunden sind, bei Temperaturen, welche weit unter dem Siedepunkte und von dem der Hämoglobinzersetzung entfernt unter 60° C. liegen, mürbe und zart und um so besser, je mehr man, wie beim Braten, das Aussickern des Muskelserums verhindert. Ohne Zweifel hängt die hier erfolgende bis zur Auflösung und Leimbildung gehende Lockerung des Bindegewebes mit der durch die mässige Temperatur begünstigten Säuerung des Fleisches und mit der Vorbereitung des Bindegewebes durch die überall zwischen die Muskelfasern austretende Säure zusammen, während eine Quellung der Fleischfaser durch die grosse Concentration des sauren Saftes verhindert wird. Wirft man mit der Haut versehene, zum besseren Ausschlusse des Wassers durch einen unterbundenen, über-

schüssigen Hautlappen geschützte Froschschenkel, ähnlich wie es *Ranvier* empfohlen, in Wasser von 45—50° C., so findet man die weiss und undurchsichtig gewordenen, mässig erhärteten Muskelfasern nach dem Abkühlen durch geronnenen Leim verbunden und nur die compacteren und mit dem Fleisch nicht direct verbundenen Bindegewebsmassen weniger verändert. Solche Muskeln lassen sich durch Schütteln mit Wasser in ihre einzelnen Fasern zerlegen, ich fand es aber aus gleich anzugebenden Gründen für meine Zwecke besser, die Veränderung nicht so weit zu treiben, so dass sanftes Zerfasern mit Nadeln nothwendig blieb. Die durch Schütteln isolirten Fasern sind nämlich unzweifelhaft grösstentheils frei von Sarkolemm, und oberflächliche Untersuchung würde hier zu den gefährlichsten Irrthümern Anlass geben. Andrerseits sind die Präparate werthvoll, weil sie uns am Besten über Aussehen und Verhalten mässig erstarrter Muskelsubstanz, in welcher noch durch Alkohol und bei 75° C. gerinnende Albumine gelöst enthalten sind, ohne den Sarkolemmüberzug belehren; die bedeutende auf der körnigen Ausscheidung der Albuminate oder Globulinate durch die Säure und durch die Erwärmung beruhende Undurchsichtigkeit dieser Muskelfasern ist dabei nur vortheilhaft.

Anfänglich von dem Fehlen des Sarkolemms an den erwärmten Muskeln sehr überrascht, entdeckte ich den Grund davon, als ich einen so behandelten Sartorius durch zwei Querschnitte von seinen Sehnenden gänzlich befreite und darauf erst durch Schütteln zerfaserte. Jetzt fanden sich manche Muskelfasern ganz oder streckenweise mit dem Sarkolemm bekleidet und die letzteren zeigten ebenso wie die scheinbar garnicht davon bekleideten 1—3 sehr eigenthümliche, dicke Ringe, die ohne Umstände als das zurückgerollte Sarkolemm zu erkennen waren, weil jedes noch als Schlauch kenntliche Stück an einem Ende unmittelbar aus einem der Ringe hervorging (vergl. Fig. 12 und 13). Das Sarkolemm rollt also auf einer erstarrten Muskelfaser in Folge einer besonderen

Elasticität, die es vielleicht erst durch das Verfahren annimmt, so zurück, wie ein dünnwandiger Kautschukschlauch es zuweilen auf einer zu weiten Glasröhre thut und ich muss dazu bemerken, dass dies auf Muskelfasern geschieht, deren Länge und Dicke unverändert zu sein scheint oder deren Querschnitte sicher nicht zugenommen haben. Nur einmal entsinne ich mich etwas Aehnliches an der Faser eines 2 Stunden in Alkohol gelegten Sartorius gesehen zu haben.

Das unter den angegebenen Bedingungen veränderte Sarkolemm verhält sich auch gegen Trypsinverdauung anders. Aus zerfaserten Muskeln im Zusammenhange mit der Sehne, endständig an der Muskelfaser bis zum nächsten Rollringe, oder als mehr oder minder langes Zwischenstück, zwischen zwei Ringen erhalten, geht es in keinem Stadium der Verdauung in die schon beschriebene weite und faltige Sackform über, sondern es zerfällt und verschwindet ganz allmählich. Die Ringe bedürfen zur vollständigen Lösung je nach ihrer Dicke 20—24stündiger Verdauung; doch möchte ich darnach nicht behaupten, dass ihre Substanz schwerer löslich sei, als die der nicht erwärmten oder mit Alkohol behandelten, ungerollten Membran.

5. Gekochtes Sarkolemm.

Um den Einfluss der Temperaturerhöhung getrennt von dem der Säuerung untersuchen zu können, brachte ich lebende Muskeln direct oder nach dem Ausspannen, in Alkohol bis zur Härtung, wusch sie mit kaltem Wasser aus und kochte sie darauf im Probirröhrchen, wobei die gespannt gewesenen besonders stark schrumpften. Das Sarkolemm war an den daraus isolirten Muskelfasern leicht zu sehen und zeigte keine Neigung sich auf den verdickten Fasern umzurollen und Ringe zu bilden. Während der, wie es schien, weder beförderten noch verlangsamten Trypsinverdauung verschwand die Membran allmählich vor der Muskelsubstanz, ohne in irgend einem Stadium Neigung

zur Bildung faltiger, weniger elastischer Säcke verrathen zu haben.

Ein ganzer, in gleicher Weise behandelter Froschsartorius im Schälchen verdaut, hinterließ nach 3—4tägiger Behandlung sehr geringe Reste gestreifter Muskelsubstanz, an welcher ebenso wie an der nach den ersten 24 Stunden untersuchten nirgends mehr Spuren von Sarkolemm bemerkt werden konnten; zu dieser Zeit fehlte darin auch alles fibrilläre Bindegewebe.

6. Mit Säure behandeltes Sarkolemm.

Ein 24 Stunden in Alkohol gespannt gehaltener Froschsartorius wurde ausgewässert, einzelne Fasern daraus isolirt und diese 24 Stunden in HCl von 2 p. m. gelegt. Nachdem ich die Säure mit Wasser gut fortgewaschen hatte, war es wegen der Quellung schwer, das Sarkolemm daran zu erkennen. Mit alkalischer Trypsinlösung verdaut, zeigten die Fasern nur einmal (nach $2^1/_2$ Stunden) eine Stelle mit erweitertem und quergefaltetem Sarkolemm; nach 4—5 Stunden war an den nun geschrumpften Muskelfasern, die nach 22 Stunden noch einen beträchtlichen Rest hinterliessen, nichts mehr vom Sarkolemm zu sehen.

Einen anderen Sartorius stellte ich gespannt 24 Stunden in HCl von 2 p. m., darauf ebenso lange in absoluten Alkohol, wovon ich ihn durch Auswässern wieder befreite. Die mit Nadeln isolirten Fasern zeigten bei der Verdauung keine Elasticitätsänderung des Sarkolemms, sondern dasselbe ging einfach in Lösung, was nach 24 Stunden überall sicher und vollkommen erzielt wurde. Ich wage bei der durch die Quellung entstehenden Schwierigkeit der Präparation und Beobachtung dieser Muskelfasern nicht zu entscheiden, ob die Vorbereitung das Sarkolemm schwerer verdaulich macht, kann aber mit Sicherheit behaupten, dass Säuerung nicht das Umgekehrte bewirkt.

Nach dem Vorstehenden ist das Sarkolemm zweifellos aus in Trypsin vollkommen verdaulichen Substanzen zusammengesetzt, deren Verdaulichkeit weder durch Säuren und Erwärmen für sich noch durch Beides combinirt zunimmt, und durch Alkohol nicht, dagegen durch OsO_4 aufgehoben wird. Nur unvorbereitetes oder mit Alkohol behandeltes Sarkolemm zeigt vor der Auflösung durch Trypsin eine eigenthümliche Veränderung seiner Elasticität, die möglicherweise auf einer Quellung der Membran beruht.

Ich habe mich überzeugt, dass das in OsO_4 einmal unverdaulich gewordene Sarkolemm nachträglich durch Kochen oder durch Säurebehandlung (HCl 0,2 pCt.) der Trypsinwirkung nicht wieder zugänglich zu machen ist und darin ein gutes Mittel gefunden, es als Verdauungsrückstand zu erhalten, selbst nachdem das Collagen der Bindegewebsfibrillen, welche ja gewöhnlich den durch Verdauung unlöslichen Rest gemischter Gewebe bilden, verdaut worden. Die Fibrillen verlieren zwar durch genügende OsO_4-Wirkung das Vermögen in Essigsäure oder verdünnter HCl zu quellen, und sind durch das letztere Mittel aus OsO_4-Präparaten nicht wie sonst zu entfernen, wenn man dieselben später der Trypsinverdauung unterwirft, aber in kochendem Wasser schrumpfte ihr durch Säuren nicht mehr quellbares Collagen noch in bekannter Weise unter Verdickung zusammen und in diesem Zustande fand ich dasselbe, obschon schwerer, als die unvorbereitet gekochte Substanz, doch vollkommen in Trypsin verdaulich. Dies bezeichnet wiederum eine tiefere Verschiedenheit der Sarkolemmsubstanzen von derjenigen leimgebender Fibrillen, mittelst welcher es nun auch gelingt, das Sarkolemm durch Verdauung, also auf chemischem Wege vollkommen zu isoliren. Zu dem Ende habe ich sowohl den M. Sternoradialis des Frosches, wie kleine Fussmuskeln und das spitze Ende des Sartorius mit ihren Fasern erst in OsO_4, dann in Wasser, darauf in Alkohol, endlich wieder in Wasser verarbeitet und entweder kleine Fasergruppen daraus sammt den

zugehörigen Sehnenantheilen mit der Nadel isolirt, um sie auf dem Objectträger zu verdauen, oder die ganzen Präparate im Schälchen der Verdauung unterworfen, beide, nachdem sie zuletzt noch einmal aufgekocht waren. Die Alkoholbehandlung bewirkt dabei in der Regel bedeutende Verlangsamung der Muskelverdauung; indess ist dies ein Vortheil, weil man in Folge davon zuerst die nur vom Sarkolemm umkleideten Enden der Muskelfasern auftreten sieht, von welchen die Sehnenreste (Zellen und Häutchen) mit grosser Leichtigkeit durch Strömungen in der Flüssigkeit fortgeschwemmt werden. Dabei bin ich niemals einem nicht vom Sarkolemm überzogenen Muskelende begegnet, selbst an jenen breiten, am Ende mit kurzen lappigen Theilungen und zahlreichen Kernen versehenen Fasern nicht, welche von *Kühne*[1]) 1862 beschrieben und abgebildet und neuerdings von *Froriep* bestätigt wurden. Mit besonderer Sorgfalt habe ich die genannten Objecte auch auf ein in den Sehnen etwa vorkommendes Tendilemma einzelner Fascikel oder der in der Nähe des Muskels noch zu unterscheidenden Elementarsehnen untersucht, welches immerhin existiren könnte und mir nicht so unwahrscheinlich schien, nach Dem, was man von den Scheiden ganzer Sehnen, welche kürzlich *Lœwe* mit jenem Namen belegte, weiss; indess habe ich nichts der Art mit dem Sarkolemm verklebt finden können.

Im weiteren Verlaufe der Verdauung fand ich natürlich immer mehr völlig isolirte Sarkolemmhülsen und da dieselben eine gewisse Steifigkeit besassen, so präsentirten sie sich als zierliche, wenig abgeplattete Röhren. Gelegentlich habe ich dieselben wohl mit einigen queren Runzeln oder mit Knicken aller Art und mit Längsfalten zusammengefallen gesehen, aber wo ich durch die Herstellung des Objectes sicher war, nur unverletzte Muskel-

---

[1]) Vergl. *W. Kühne:* Ueber die peripherischen Endorgane u. s. w. Leipzig 1862 Taf. IV. Fig. XVI. A.

enden eingeführt zu haben, bin ich niemals längeren Strecken begegnet, die nicht am einen Ende höchst kenntlich blindsackförmig endeten. Ausserdem habe ich hinzuzufügen, dass ich an keinem meiner auf irgend welche Weise hergestellten Präparate im isolirten Sarkolemm jemals einen Kern beobachtet habe. Beiläufig ist des Umstandes zu gedenken, dass ich in allen Fällen die natürlichen Enden der Muskelfasern, sie mochten sichtbar geworden sein, wie sie wollten, durch Drehungs- und Einstellungsversuche von einer Seite meisselartig zugeschärft, also mit solchen Facetten versehen gefunden habe, wie sie *du Bois-Reymond*, wenn nicht als etwas Constantes, so doch als etwas sehr Häufiges beschrieben hat. Ich sah dies namentlich sehr ausgeprägt an Enden der Muskelsubstanz, die durch Verschieben zu einer freien Lage in einen der Muskelmitte näheren, mehr cylindrischen Antheil des Sarkolemmrohres gerathen waren. Nur für ganz spitz zulaufende, sehr schmale Muskelfasern dürfte dieses Verhalten nicht zutreffen oder zu schwer nachzuweisen sein.

Meine Beobachtungen lassen mich schliessen, dass ein continuirlicher Uebergang der Sehnenfibrillen zum Sarkolemm, den *Froriep* neuerdings wieder vertheidigt, durchaus nicht existirt, und nach der unumgänglichen Zurückweisung von *Froriep*'s Prämissen auch unmöglich ist. Die Abbildung l. c. Taf. XV Fig. 1 jenes Anatomen muss ich als die eines isolirten, an einem Ende in Längsfalten zusammengefallenen Sarkolemms auffassen. Wenn *Froriep* die Frage auch noch von der Seite anfasst, dass er das Sarkolemm für Bindegewebe erklärt, weil es durch Behandlung mit einer kochenden Lösung von Salicylsäure schliesslich gelöst werde, so muss ich dagegen geltend machen, dass diese Reaction den von *Ewald* und *Kühne* gefundenen Differenzen zwischen Collagen und Sarkolemm gegenüber, die ich nur bestätigen und erheblich vermehren konnte, hinfällig wird, abgesehen von dem Einwande, dass das Verhalten der Gewebe gegen längeres Sieden

mit Salicylsäure und Wasser im Allgemeinen noch gar nicht festgestellt ist. Um Missverständnissen vorzubeugen, denen die Deductionen *Froriep*'s sich aussetzten, muss ich auch bemerken, dass die chemische Gewebsanalyse die Frage, ob etwas Bindegewebe sei, nur in dem Falle zu beantworten vermag, wo damit einer der geformten chemischen Bestandtheile desselben gemeint ist, wenn ein solcher ausschliesslich im Bindegewebe vorkommt. Sie kann entscheiden, ob etwas collagen sei oder nicht, und weil man bis heute einen solchen Körper nur im Bindegewebe und nur in Gestalt von Fibrillen kennt, im bejahenden Falle den Nachweis des Bindegewebes führen, aber sie kann über die An- oder Abwesenheit eines bestimmten Gewebes nicht entscheiden, wenn z. B. Fett, Mucin, Mucinogen, Nucleïn oder nach Art der Albumine Verdauliches von ihr nachgewiesen wird. Das Vorstehende muss sich also bescheiden, die Frage, ob das Sarkolemm eine albuminöse Auflagerung aus dem Bindegewebe, oder etwas den Platten der Endothelien, die doch wahrlich zum Bindegewebe zählen, Zugehöriges, oder endlich eine Zellhaut von Muskelbildungszellen sei, unberührt zu lassen.

II. Zur Verdauung des Bindegewebes.

Ohne dass es meine besondere Absicht gewesen wäre, musste ich bei den vorstehenden Versuchen auf das Verhalten der Sehne und des Bindegewebes während der Trypsinverdauung eingehen. Dabei wurden im Allgemeinen die Angaben von *Ewald* und *Kühne* bestätigt, und überdies die Verdaulichkeit der in OsO_4 und Alkohol gehärteten Fibrillen nach dem Kochen mit Wasser gefunden. Das letztere Verfahren ist zur Untersuchung sehr gemischter Gewebe, z. B. eines unzerfaserten Muskels vielleicht nicht sehr günstig, weil es nicht viel hilft, die Fibrillen zu entfernen, während von den Gefässen sehr viel, vermuthlich weil alle membranösen Zellbildungen dann ähnlich resistent, wie das Sarkolemm

werden, übrig bleibt. Für die Sehne aber, wo man ausser den Fibrillen gern nichts entfernt, leistet es Vorzügliches und es gelang mir damit sehr gut von den Sehnenzellen Das zu isoliren, was man als ihre Grundmembran bezeichnen müsste. Ich kann nur soweit auf den Gegenstand eingehen, als zur Empfehlung der Methode wünschenswerth ist und unter Hinweis auf meine Abbildungen Taf. II. Fig. 8 hervorheben, dass ich jene Gebilde sowohl zu Reihen und breiteren flachen Gruppen angeordnet, wie vollkommen isolirt erhalten habe. Durch die OsO_4 waren dieselben auch ziemlich dunkelgrau tingirt. Um die Reste der Sehnenzellen, denen vermuthlich wegen der alkalischen Verdauung keine deutlichen Kerne mehr verblieben, in der natürlichen Anordnung zu erhalten, muss ich empfehlen, die durch die Vorbehandlung geschrumpfte Sehne von den Zehen des Frosches oder aus dem Mauseschwanze, mit zwei Menschenhaaren mässig gespannt, unter dem Deckglase während der Verdauung zu befestigen, worauf die Zellreste in untadelhafter Ordnung aufgereiht zurückbleiben, bei den Mäusesehnen namentlich sehr bestimmt umschlossen von einem glatten Tendilemm, in welchem ich an vielen Stellen fast rechtwinklig zur Längsaxe gestellte, längliche Zellreste (Kerne?), welche mir dieser Scheide ausschliesslich anzugehören scheinen, bemerkte. Ueberraschend prächtig kommt aus der Sehne des M. Sternoradialis vom Frosche der *Rollett*'sche Nerv mit seiner gesammten für die Endigung genommenen, wunderbaren peripherischen Ausstrahlung versehen, isolirt zum Vorschein, hinsichtlich welcher ich mich auf die Abbildung Fig. 7 u. 7a beziehe. Da die Darstellungsmethode die Axencylinder nicht unverdaulich macht, dürften die abgebildeten, fast unzerstörbaren und wie die Reste der Sehnenzellen nicht durch Essigsäure und kaum durch starke Natronlauge veränderlichen Formen mehr für Ausläufer der Nervenscheiden, als für solche des Axencylinders zu halten sein.

III. Zur Histochemie der Membranae propriae und der Glashäute.

Hatte die Untersuchung des Sarkolemms und endothelialer Zellplatten mittelst der Verdauungsmethode deren vollkommene Verschiedenheit von der collagenen Fibrille ergeben, so lag doch in dem Schwinden der Verdaulichkeit durch die Wirkung der OsO_4 ein Hinweis, jene Häute wieder von den albuminösen Bestandtheilen des Zellprotoplasma und der Muskelsubstanz zu trennen. Von zelligen Gebilden schienen mir nur die rothen Froschblutkörperchen in den Gefässen dem Trypsin zu widerstehen, wenn einmal OsO_4 auf sie gewirkt hatte, und in diesem Falle sah ich dieselben auch nach dem Kochen in sehr lange verdauten Präparaten noch scharf und intensiv bräunlich gefärbt. Um die Stellung des Sarkolemms und, wie hinzuzufügen ist, des davon durch unsere Methoden nicht zu unterscheidenden membranösen Antheiles der *Schwann*'schen Nervenscheide unter ähnlichen Häuten verschiedener Herkunft kennen zu lernen, habe ich die Membranae propriae der Harnkanälchen, der Magendrüsen und des Pankreas sowie die vordere Linsenkapsel untersucht.

Die vordere Linsenkapsel des Schweineauges wurde in Trypsinlösung nach 2—3 Stunden bis zum Verschwinden weich und durchsichtig und war dann nach 24 Stunden vollkommen verschwunden. Zuvor kurz mit Alkohol behandelt fand ich sie schon nach 6 Stunden gänzlich verdaut, während sie nach achttägigem Liegen in Alkohol nach 12 Stunden fast, nach 20 Stunden mit Hinterlassung eines äusserst geringen flockigen Restes gelöst wurde. Ein während 18 Stunden in OsO_4 von 1 p. Ct. braun gewordenes Stück der Kapsel mit H_2O gewaschen, 24 Stunden in Alkohol gelegt, wieder gewaschen und mit Trypsin behandelt zeigte sich nach 6 Stunden unverändert, nach 24 Stunden fast gänzlich zergangen, während ein anderes, nur länger in

Alkohol gelegtes Stück überhaupt nicht verdaut, sondern nur weicher und zu einer weissen, entbräunten Masse umgewandelt wurde. Hiernach scheint das Verhalten dem des Sarkolemms zwar ähnlich, aber doch nicht ganz damit übereinstimmend zu sein.

An den Harnkanälchen der Kaninchenniere fand ich die Verdaulichkeit der M. propria im Ganzen gering und es begegnete mir dabei Nichts, was auf Verschiedenheiten der die gewundenen, die schleifenförmigen oder die Sammelröhren bekleidenden Strecken gedeutet hätte. Zerzupfte Schnitte in Alkohol gehärteter Nieren bildeten für die Verdauung unter dem Deckelglase ein leidlich sauberes und übersichtliches Object. Die Propria zeigte im Anfange der Digestion keine Umwandlung zu erweiterten, faltigen Scheiden, sondern verschwand einfach streckenweise und erst nach drei Tagen gänzlich, während die Epithelien der Harnkanälchen noch erhalten waren. Dagegen habe ich vor vollendeter Verdauung zuweilen jene an die Elasticitätsänderung des Sarkolemms erinnernden, sackartigen Erweiterungen beobachtet an Nieren, welche nur mit verdünntem Alkohol (1 Theil auf 2 Theile H_2O) gelegen hatten (vergl. Fig. 14). In mässig verdünnter HCl (1 Vol. HCl, 3 Vol. H_2O, spec. Gew. = 1,040) macerirte Nieren lieferten auf lange Strecken vortrefflich isolirte Harnkanälchen mit überaus deutlicher M. propria, die jedoch gerade so langsam verdaulich, wie die der Alkoholpräparate war. Zur Entfernung der Säure mussten dieselben indess vorher mit Alkohol und Wasser gründlich gespült werden. OsO_4 verwandelte die M. propria der Harnkanälchen fast unter allen Umständen in eine tagelanger Trypsinverdauung gänzlich widerstehende Masse. In einigen Fällen aber habe ich bemerkt, daß die zuvor mit mässig verdünnter Salzsäure macerirte, darauf mit Alkohol und Wasser gewaschene Membran durch die OsO_4 nicht vollkommen unlöslich wurde.

Die Membrana propria des Pankreas wurde untersucht,

indem ich die Duodenalschlinge des Kaninchens mit dem das Pankreas enthaltenden Mesenterium lebenswarm sogleich unter Alkohol ausspannte, die flache, gehärtete Drüse mit Aether entfettete und einzelne vom Mesenterium umgebene Stückchen der Verdauung unterwarf. Es pflegte 24-stündige Digestion zu erfordern, bis man in dem reichlichen Ueberzuge von Bindegewebsfibrillen entscheiden konnte, dass die Drüsenmembran verschwunden sei. Scharf liess sich dies entscheiden, nachdem die Präparate einmal mit H_2O aufgekocht worden, weil dann die Drüsenränder bald vollkommen frei wurden; ich habe die Membran darauf erst nach 24 Stunden überall vermisst. Durch OsO_4 wird diese Verdaulichkeit fast ganz aufgehoben und es ist überraschend zu sehen, wie lange darnach auch die Zellen der Drüse widerstandsfähig gegen Trypsin bleiben. Dasselbe gilt für die in den Gefäßen befindlichen, stark gebräunten Blutkörperchen des Kaninchens. In den meisten Fällen gelang es hier nicht, die Propria verschwinden zu lassen, aber in einzelnen war mir deren Auflösung nach 3—4-tägiger Digestion unzweifelhaft.

M. propria der Fundusdrüsen des Kaninchenmagens. Die Magenschleimhaut wurde sogleich oberflächlich gereinigt, in Alkohol gehärtet und zum Gebrauche jedesmal ein Stückchen gewässert und zerzupft. Hier zeigte sich im Anfange der Trypsinverdauung immer die vom Sarkolemm beschriebene Umwandlung der Drüsenhaut in eine weitere, mit Querfalten versehene Scheide (Fig. 15), in welcher sich alsbald garkeine Hauptzellen, aber selbst nach sehr langer Digestion sämmtliche Belegzellen kaum verändert vorfanden. Die Propria wurde allmählich angegriffen und gelöst; doch erforderte es mindestens fünftägige Digestion um sie nahezu vollständig schwinden zu lassen. Aus der frischen, nicht mit Alkohol behandelten und nur mit H_2O gespülten Schleimhaut erhaltene Objecte zeigten die Propria für alkalisirtes Trypsin bedeutend angreifbarer. Dieselbe ging sehr

rasch in die erweiterten, weniger elastischen Formen über und löste sich nach 6—8 Stunden zum grössten Theile, nach zwei Tagen vollständig auf, unter Hinterlassung der ausserordentlich verkleinerten und leicht in sehr deutliche Körnchen zerfallenden Belegzellen. In einfach gekochten oder nach Alkoholbehandlung gekochten Magenschleimhäuten fand ich die Propria wohl durch Trypsin verdaulich, jedoch vor der Auflösung nicht in der Elasticität verändert. Die Belegzellen der gekochten Präparate wurden nach der Trypsinverdauung ebenfalls ohne die Hauptzellen und sehr verkleinert, aber nicht leicht durch Druck zerfallend gefunden. OsO_4 für sich, auch vor oder nach der Alkoholbehandlung angewendet, hebt die Verdaulichkeit der Drüsenmembran in Trypsin vollkommen auf, ebenso die der mit dem ursprünglichen Volum sich erhaltenden Belegzellen, deren Körnchen tief gebräunt erscheinen. Kocht man in OsO_4 gelegene Stückchen der Magenschleimhaut mit Wasser, so liefert die Trypsinverdauung, wegen der vollkommenen Auflösung alles collagenen Zwischengewebes, prachtvoll isolirte Drüsenschläuche, in denen sich nichts findet, als die, wie es scheint, noch am ursprünglichen Platze klebenden Belegzellen, zwischen welchen sich keine Spur der Hauptzellen mehr befindet.

Ich ziehe aus dem gefundenen Verhalten der Membranae propriae den Schluss, dass dieselben dem Sarkolemm hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung sehr nahe stehen und sich von demselben vorzugsweise durch schwerere Verdaulichkeit in neutralen oder schwach alkalischen Trypsinlösungen unterscheiden.

Erklärung von Tafel II.

Alle Zeichnungen sind mit dem Zeichnenprisma copirt.

Fig. 1. Muskelfaser vom Frosch, nach Behandlung mit Alkohol zwei Stunden mit alkalischer Trypsinlösung verdaut. *Hartnack* VII. 3. Das Sarkolemm ist aufgelockert.

Fig. 2. Muskelfaser vom Frosche mit natürlichem Ende der Muskelsubstanz, des Sarkolemms und mit dem natürlichen Ansatze der Sehnenfibrillen. Behandlung wie bei Fig. 1, aber nach nur einstündiger Verdauung.

Fig. 3. Reste einer Muskelfaser mit Sehnenansatz, nach Behandlung mit OsO_4, Alkohol und 21 stündiger alkalischer Trypsinverdauung. V. 3.

Fig. 4. Froschmuskelfaser mit OsO_4, Alkohol und vierstündiger alkalischer Trypsinverdauung behandelt. *a* noch ungelöster Rückstand der Muskelsubstanz, *b* Sarkolemm, *c* epilemmaler Nerv, dessen Mark durch OsO_4 grau gefärbt ist, mit erhaltener *Schwann*'scher Scheide. VII. 3.

Fig. 5. Wie Fig. 4 nach 21 stündiger Verdauung erhalten. Die Kerne der *Schwann*'schen Scheide sind sichtbar.

Fig. 6. Wie Fig. 4 und 5 nach 20 stündiger Verdauung in sehr schwacher Trypsinlösung erhalten.

Fig. 7. Reste der *Rollett*'schen Nervenendigung der Sehne des M. Sternoradialis vom Frosche, durch Behandlung mit OsO_4, Alkohol, Kochen mit Wasser und Trypsinverdauung erhalten.

Fig. 7a. Vereinzeltes Gebilde gleicher Art in demselben Präparate gefunden. VIII. 3.

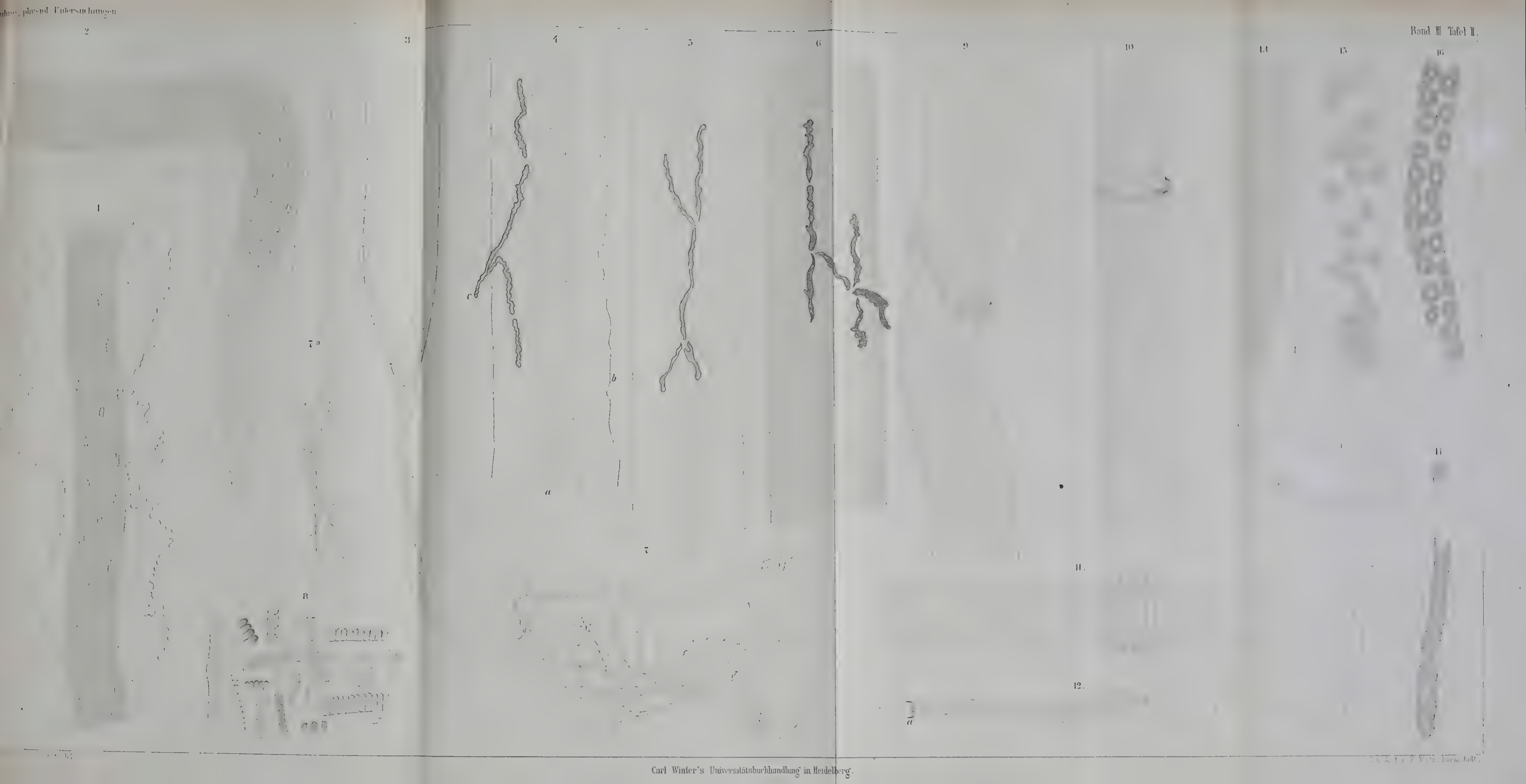
Fig. 8. Plättchen der Sehnenzellen des Frosches, als unverdaulicher Rückstand isolirt erhalten durch Behandlung mit OsO_4, Alkohol, Kochen und Trypsin. VIII. 3.

Fig. 9. Faser aus dem M. Sartorius mit Sarkolemmaring (wie Fig. 10—13) von einem auf 45° C. erwärmten Frosche. V. 3.

Fig. 10. Wie Fig. 9. Das Sarkolemm ist nur zum Theil zum Ringe zusammengerollt.

Fig. 11. Muskelfaser mit zwei Sarkolemmringen.

Fig. 12. Isolirte Muskelfaser vom M. Sartorius, zum grössten Theile aus dem Sarkolemm, das mit dem Sehnenansatze leer zurückgeblieben, hervorgezogen; bei *a* ist das Sarkolemm abgerissen und zum Ringe zurückgerollt. Schwache Vergrösserung. II. 3.



Band III Tafel II.
1
2
3
4
5
6
7
7a
8
9
10
11
12
13
14
15
16
Carl Winter's Universitätsbuchhandlung in Heidelberg.



Fig. 13. Natürliches Muskelende innerhalb des Sarkolemms durch Ziehen verschoben. V. 3.

Fig. 14. Harnkanälchen der Kaninchenniere, nach Alkoholbehandlung drei Tage alkalischer Trypsinverdauung unterworfen. Die M. propria ist auffallend erweitert. VIII. 3.

Fig. 15. Isolirte Labdrüse des Kaninchenmagens, nach Alkoholbehandlung mit alkalischer Trypsinlösung verdaut. M. propria und nur die Belegzellen erhalten. VIII. 3.

Fig. 16. Dasselbe wie in Fig. 15, nach OsO_4, Alkoholbehandlung, Kochen und tagelanger Trypsinverdauung erhalten.

Notiz über die Netzhautfarbe belichteter menschlicher Augen.

Am 19. März d. J. erhielt ich ein in Eis dunkel verpacktes menschliches Augenpaar, von folgendem Verhalten. Bulbi noch recht gespannt, Cornea schwach getrübt, Iris von mässig dunkler Farbe; mit der Pupille gegen die Natronflamme gewendet, lassen die Augen nur am Orte des kurz abgeschnittenen Sehnerven Licht durchscheinen.

Erstes Auge, vor Natronlicht eröffnet. Der Glaskörper ist überall leicht zu entfernen. Am Tageslichte ist in dem in Salzwasser gelegenen Augengrunde die Fovea als kleines, fast schwarzes Pünktchen zu erkennen, in deren Umkreise die Macula etwas trüber, als die übrige Retina ist; eine plica centralis oder andere Falten sind nicht zu sehen. Die Netzhaut ist nach Umstechung der Papille sehr leicht ohne Risse abzuheben, wobei die Fovea hell, die Macula gelb hervortritt. Etwa im Horizont ist die Netzhaut frei von Epithel und Pigment, nach oben und unten mit einem gelbbräunlichen Anfluge vereinzelt und weit auseinander stehender Epithelzellen bedeckt, welche sich später mit der Stäbchenschicht gemeinsam, als besondere Membran abheben, worin die Stäbchen bereits zu Ringen verkrümmt erscheinen. Wo das Epithelpigment die Farbe nicht bräunlich macht, ist die hintere Netzhautfläche trotz der Präparation am gedämpften Tageslichte (Morgens 10 Uhr) rosachamois.

Im andern Auge ist die Fovea schon am Natronlichte in situ deutlich zu erkennen. Die nach der Isolirung erst ins Tageslicht gebrachte Netzhaut ist erheblich intensiver rosa gefärbt, als die vorige; das Pigmentepithel haftet ähnlich, nur in etwas grösserer Menge an der Nasenseite; auch hier ist der Horizont davon ganz frei, mit Ausnahme des Antheiles in der Macula, wo dunkles Pigment in radiären Streifen angeordnet haftet. Beide Retinae werden an gutem Lichte schmutzig gelb, nicht farblos; doch scheint die Farbe nicht von Sehgelb, sondern mehr von verstreutem Epithelpigment herzurühren. Die Augengründe sind nach Entfernung der Netzhaut sehr dunkel, am dunkelsten in der Gegend der Macula, wo der Ort der Fovea durch Pigmentirung jedoch nicht weiter ausgezeichnet ist.

Ueber das Herkommen der Augen wird mir berichtet: Patientin 28 Jahre alt; hochgradiger Blödsinn, Anämie und bedeutende einfache Atrophie des Gehirns mit Oedem. Tod an Lungen- und Darmtuberculose den 9. März, 11 Uhr Morg., nachdem Patientin eine Stunde zuvor und bis zum letzten Athemzuge mit weit geöffneten Augen und dann stets sehr weiten Pupillen, gegen das Licht gesehen hatte. Das Sterbezimmer erhielt Licht durch ein mit Drahtgitter versehenes Fenster von 116 cm. Höhe und 84 cm. Breite, dem gegenüber das Bett 4 Met. entfernt stand. Von 10 Uhr bis zum Tode schien directes Sonnenlicht auf das Bett bis zur Leibeshöhe, nicht bis ans Kopfende. Nach dem Tode wurden die Augen sogleich vor Licht geschützt, später bei schwachem Kerzenlicht exstirpirt und in einem schwarzen, von Eis umgebenen Glase verwahrt.

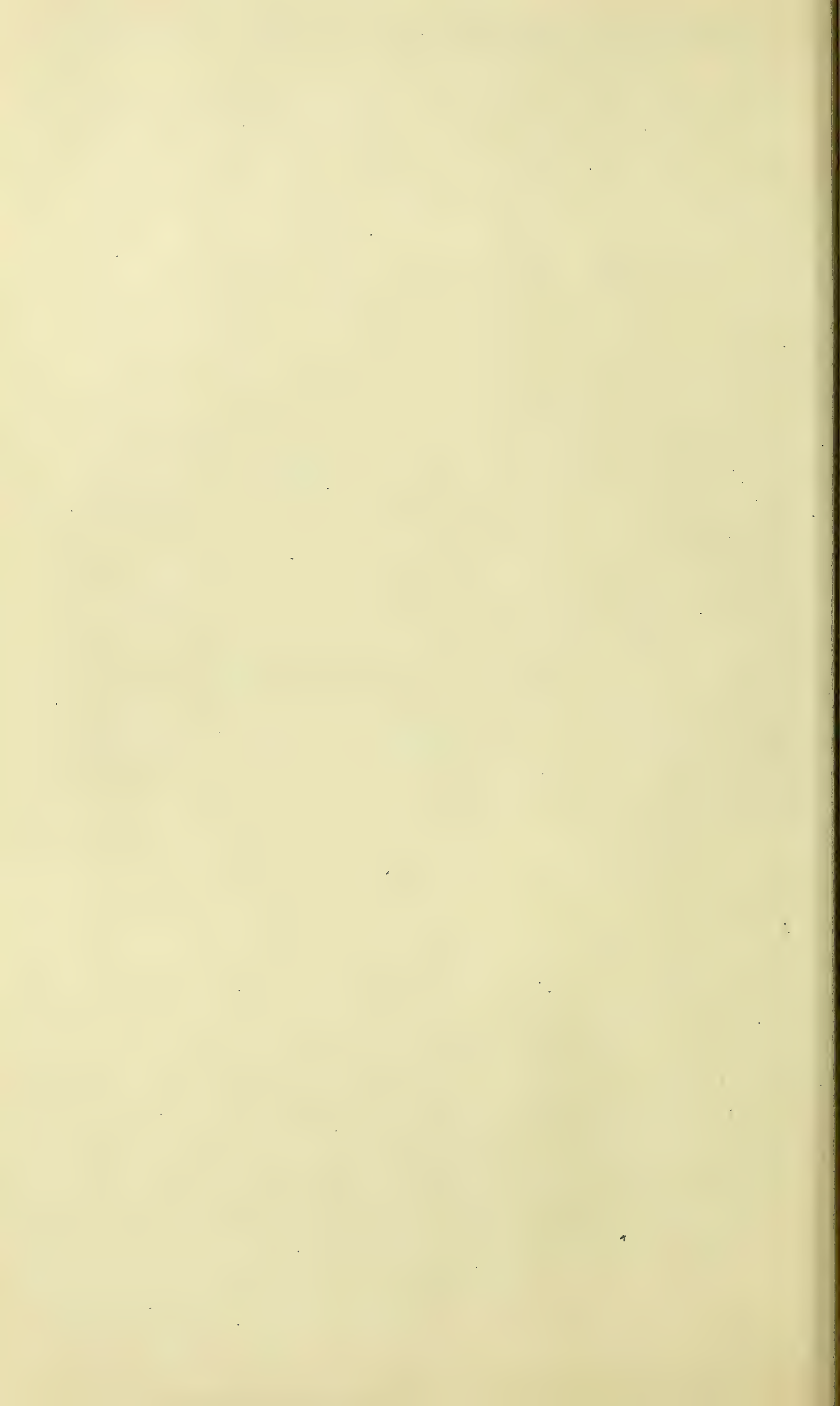
Der vorstehende Befund ist ein neuer Beleg für die beträchtliche Belichtung, welche das lebende menschliche Auge verträgt, ohne des Sehpurpurs beraubt zu werden[1]), was nur aus einer beim Menschen besonders kräftigen Regeneration erklärbar scheint.

Heidelberg, 16. Mai 1879. *W. K.*

---

[1]) In Uebereinstimmung hiermit sind die im Journ. of Physiol. Vol. II. S. 30 u. 40 mitgetheilten Befunde von Sehpurpur in der Netzhaut zweier menschlicher Augen, die ohne jeden Lichtschutz enucleïrt wurden, nachdem die Patienten längere Zeit im Licht verweilt hatten. In beiden Fällen war zwar die Cornea getrübt, aber gute Lichtempfindung vorhanden.

Dass der bekannte Fall, in welchem *Michel* den Sehpurpur vermisste und den ich wegen der jede Täuschung abwehrenden Darstellung *Michel*'s lange gern für besser untersucht gehalten habe, als er es in Wirklichkeit gewesen sein kann, nichts gegen die jetzt so zahlreichen Constatirungen des Sehpurpurs in der menschlichen Netzhaut beweist, sondern nur durch einen Irrthum der Beobachter erklärlich wird, dürfte jetzt allgemein anerkannt sein.



Vergleichend-physiologische Beiträge zur Chemie der contractilen Gewebe.

Von

C. Fr. W. Krukenberg.

Es ist bekannt, dass die contractilen Gewebe, die Muskeln und das formveränderliche Protoplasma, in der Thierreihe nicht nur histologische Verschiedenheiten (mehr oder minder deutliche Sonderung in einfach- und doppeltbrechende Substanz; glatte, quergestreifte und doppeltschräggestreifte Muskeln u. s. w.) sondern auch chemische unter einander aufweisen. So stimmen z. B. einerseits die Coagulationstemperaturen der von verschiedenen Thieren gewonnenen Muskelflüssigkeiten nicht in allen Fällen völlig überein, und anderseits sind in den Muskelauszügen einiger Thiere Stoffe nicht eiweissartiger Natur (Dextrin, Allantoïn [?], Taurin, Harnstoff etc.) gefunden, welche in anderen vermisst wurden oder in viel geringerer Menge nachgewiesen werden konnten. Mehrfach isolirte man aus Muskeln selbst Substanzen (Glycocoll, Protsäure, Inosinsäure), welche — sei es, weil ausgedehntere Studien über ihre Verbreitung fehlen, oder sei es, weil alle in dieser Hinsicht unternommenen Versuche zu negativen Ergebnissen führten — bislang nur in dem Muskelgewebe, und zwar nur bei einer oder wenigen Species aufgefunden wurden. Da mir jedoch keine in der Literatur niedergelegte Angaben über chemische Untersuchungen, welche nach den üblichen Me-

thoden der Analyse des Fleischsaftes an den Muskeln der Embryonen und der Wirbellosen ausgeführt waren, bekannt geworden sind, so unternahm ich auf Anregung von Herrn Geheimerath *Kühne*, diese Lücke in der Muskelchemie durch einige Versuchsreihen theilweise auszufüllen.

Der bei meinen Versuchen im Allgemeinen befolgte analytische Gang, von welchem nur, wie später näher zu erörtern sein wird, in einigen Fällen abgewichen wurde, ist folgender:

Die möglichst rein präparirten Muskeln wurden auf einer Fleischhackmaschine (Muskeln der Fische und der Embryonen) oder mittelst eines Wiegemessers (Muskeln von Wirbellosen, Muskelmägen der körnerfressenden Vögel) fein zerschnitten, mit etwa dem 2—3fachen Volum destillirten Wassers an einem kühlen Orte bei circa 2—10° C. einen halben Tag lang macerirt, später 30 Minuten auf 50° C. im Wasserbade erwärmt und darauf in kleinen Portionen ausgepresst. Der Presssaft wurde mit Essigsäure schwach angesäuert, in einem Blechgefäss über freiem Feuer unter beständigem Umrühren zum Sieden erhitzt, die Fleischbrühe vom Gerinnsel abgeseihet und filtrirt. Das so gewonnene Filtrat wurde so lange mit neutralem Bleiacetat versetzt, als der auftretende weisse Niederschlag sich bei weiterem Zusatz der Bleisalzlösung noch vermehrte. Der Bleiniederschlag wurde, als er sich in der Flüssigkeit genügend gesenkt hatte, abfiltrirt und das Filtrat mit basisch-essigsaurem Blei über freiem Feuer in einer Porcellanschale mehrere Minuten unter Umrühren im Sieden erhalten. Entstand dabei ein gelbgefärbtes Präcipitat, so wurde die Flüssigkeit siedendheiss filtrirt, und das Filtrat wie auch der in destillirtem Wasser fein suspendirte basisch-essigsaure Bleiniederschlag durch Einleiten von Schwefelwasserstoff vollständig entbleit. Das Schwefelblei wurde aus beiden Portionen siedendheiss abfiltrirt, wiederholt mit Wasser ausgekocht und die Filtrate auf dem Wasserbade concentrirt. Die vom basisch-

essigsauren Blei abfiltrirte Lösung musste das Kreatin und das Hypoxanthin, der Bleiniederschlag den Inosit enthalten. Um das Kreatin zu gewinnen, wurde die entbleite und concentrirte Lösung auf flache Teller gebracht und mehrere Wochen der Krystallisation überlassen. Nach dieser Zeit wurde sie, um das Kreatin in Kreatinin überzuführen, mit ein wenig Salzsäure im Ueberschuss einige Minuten gekocht, nach dem Erkalten mit Natronlauge genau neutralisirt, mit Chlorzinklösung versetzt und der im Verlauf von 1—2 Wochen meist entstandene Niederschlag mikroskopisch auf Kreatininchlorzinkkrystalle untersucht. Auch versuchte ich in mehreren Fällen den Nachweis des Kreatinins durch die sehr feine *Weyl*'sche Kreatininprobe[1]). Nachdem sich das Kreatininchlorzink aus der Lösung abgeschieden hatte, wurde dieses auf einem Filter gesammelt, das Filtrat mit einer Lösung von essigsaurem Kupfer versetzt, über freier Flamme in einer Porcellanschale längere Zeit im Kochen erhalten und siedendheiss filtrirt. Blieb ein braungefärbter Rückstand auf dem Filter, so wurde dieser in Salpetersäure gelöst, der siedenden Lösung so lange salpetersaures Silber zugesetzt, bis sich der weisse Niederschlag nicht mehr vermehrte, und dieser nach dem vollständigen Abkühlen der Flüssigkeit abfiltrirt. Aus ihm wurde in bekannter Weise durch wiederholtes Auskochen mit Salpetersäure reines salpetersaures Hypoxanthinsilber zu gewinnen versucht.

Das eingedickte Filtrat, welches den Inosit enthalten musste, wurde mit dem 2—3fachen Volum absoluten Alkohols, wenn erforderlich, ausserdem mit wenigen Tropfen Aether versetzt und zum Krystallisiren in einen kalten Raum gestellt. Die Anwesenheit des Inosits wurde mikroskopisch und durch die *Scherer*'sche Probe ermittelt.

Meine Untersuchungen der contractilen Gewebe beschränken

---

[1]) *Weyl, Th.* Ueber eine neue Reaction auf Kreatinin und Kreatin. Ber. d. d. chem. Gesellschaft 1878. Bd. XI, S. 2175.

sich auf deren Gehalt an Kreatin resp. Kreatinin, an Hypoxanthin und Inosit; frühere, theils eigene, theils Anderer Arbeiten, auf welche wir bei den einzelnen Thierclassen zu recurriren haben werden, ergänzen sie aber in erwünschter Weise.

Plasmodium von Aethalium septicum.

Das Vorkommen des Glycogens[1]) in dem Plasmodium von Aethalium septicum veranlasste mich, auch auf diesen Myxomyceten die Untersuchung auszudehnen. Es stand mir eine grosse Quantität von rein präparirtem Aethalium zur Verfügung, welches vor etwa 2 Jahren in absoluten Alkohol gethan war und sich gut conservirt hatte. Als ich den Alkohol abgepresst hatte, betrug das Gewicht der Masse 335 Gramm. Diese wurden insgesammt zur Untersuchung verwendet, indem sie, wie beschrieben, mit Wasser ausgezogen und auf Kreatin, Kreatinin, Hypoxanthin und Inosit geprüft wurden. Da es wohl möglich war, dass ein oder der andere Körper, dessen Nachweis angestrebt werden sollte, bei so langer Berührung des Plasmodiums mit dem Alkohol in diesen übergegangen war, so wurde auch der alkoholische Auszug auf dem Wasserbade zur Trockne verdampft und der Trockenrückstand in gleicher Weise auf die genannten Muskelbestandtheile untersucht. Ausserdem verfügte ich noch über 73 gr. weissen Plasmodiumpulvers, welches ich vor 1½ Jahren zu einem anderen Zwecke zuerst mit absolutem Alkohol und darauf mit Aether extrahirt, im vollkommen trockenen Zustande aufbewahrt hatte.

Es gelang mir nach den angegebenen Methoden weder Kreatin und Kreatinin noch Inosit in den unternommenen drei Versuchsreihen aus dem Plasmodium abzuscheiden. Die Niederschläge, welche im Verlauf der Zeit in dem entbleiten, mit Salzsäure gekochten und nach der genauen Neutralisation mit Chlorzink-

---

[1]) *Kühne, W.* Lehrbuch der physiologischen Chemie. Leipzig, 1866 S. 334.

lösung versetzten Filtrate entstanden waren, bestanden fast ausschliesslich aus anorganischen Stoffen (Alkalisalzen), und das, auf Alkoholzusatz sich aus der eingedickten Lösung, welche den Inosit enthalten musste, ausfällende, sich allmälig verstärkende Gerinnsel liess weder mikroskopisch noch durch *Scherer*'s Probe Inosit erkennen. In diesen wie in den übrigen Fällen wurde die fragliche Inositlösung während ihres mehrwöchentlichen Verweilens in einem kühlen Raume wiederholt filtrirt und mit dem, auf dem Filter bleibenden Rückstande die Inositprobe vorgenommen. Trotz aller dieser Cautelen gelang mir aber der Inositnachweis in keiner der drei Plasmodiumportionen.

Das Wasserextract von dem Verdampfungsrückstand des aus dem Plasmodium gepressten Alkohols sowie der wässerige Auszug des mit absolutem Alkohol und Aether behandelten Aethalium lieferte mir keine, mikroskopisch an der charakteristischen Krystallform erkennbare Menge von salpetersaurem Hypoxanthinsilber. Eben noch bei stärkerer Vergrösserung wahrnehmbare Krystallnadeln, welche möglicherweise aus dieser Silberverbindung bestanden, gewann ich aber aus dem Wasserextracte der 335 gr., die vorher nur mit Alkohol ausgezogen waren; die erhaltene Menge davon war aber zu unbedeutend, als dass der Körper näher untersucht werden konnte. Seitdem durch die Arbeiten von *Salomon*[1]) bekannt geworden ist, dass auch durch die Einwirkung des Wassers, der Fäulniss u. s. w. auf Eiweisssubstanzen geringe Mengen von Hypoxanthin gebildet werden, liesse sich auch vermuthen, dass dieses da, wo es nur in Spuren gefunden wird, erst bei der Darstellung aus Eiweisskörpern entstanden ist.

---

[1]) *Salomon*, Ueber die Verbreitung von Hypoxanthin und Milchsäure im thierischen Organismus. Zeitschrift f. physiol. Chemie. 1878. Bd. II, S. 65. Vergl. auch *Chittenden, R. H.* Ueber die Entstehung von Hypoxanthin aus Eiweissstoffen. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. II, S. 424—433 und *H. Krause*, Ueber die Darstellung von Xanthinkörpern aus Eiweiss. Dissertation. Berlin, 1878.

Eine freie Säurebildung, wie solche bekanntlich nach andauernder Contraction in den quergestreiften Säugermuskeln nachgewiesen ist, wurde bei Aethalium septicum nie beobachtet. *De Bary*[1]) konnte meine frühere Angabe[2]) von der mehr oder weniger alkalischen Reaction dieser nackten Protoplasmamasse nur bestätigen.

Mollusken.

Während es mir sehr zweifelhaft ist, wie viel von der aus verschiedenen Acephalen (Cardium edule, Ostrea edulis, Mytilus edulis, Solen siliqua und Pecten Jacobæus) von *Bizio*[3]) durch Auskochung mit Wasser und Fällung durch Alkohol gewonnenen Materie Glycogen gewesen sei[4]), so hat doch *Chittenden*'s schöne Arbeit[5]) das Vorkommen echten Glycogens in den Schliessmuskeln von Pecten irradians ausser Frage gestellt. Demselben Forscher verdanken wir den Glycocollnachweis

[1]) Briefliche Mittheilung an *Engelmann*. *Hermann*'s Handbuch der Physiologie. Leipzig, 1879. Band I. Theil I, S. 349.

[2]) *Krukenberg*, Ueber ein peptisches Enzym im Plasmodium der Myxomyceten etc. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. II S. 282.

[3]) *Bizio, J.* Sur l'existence du glycogène dans les animaux invertébrés. Compt. rend. T. 62. 1866. p. 675—678. — Nouvelles recherches sur le glycogène. Compt. rend. T. 65. 1867. p. 175—176.

[4]) In den verzeichneten *Bizio*'schen Mittheilungen vermisse ich sowohl jede Angabe über das Verhalten seines vermeintlichen Glycogens gegen Jod als auch gegen Diastase. Seiner Beschreibung nach gleicht sein Glycogen durchaus der, nach ganz demselben Verfahren von *F. Forster* (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV, S. 51) und mir (Vergl. physiol. Studien etc. II. Abth. S. 52) aus Mollusken gewonnenen eiweissartigen Substanz, die sich bei meinen Versuchen durchaus frei von glycogenartigen Stoffen erwies. Auch *Chittenden* fand, dass die physikalischen Eigenschaften, welche *Bizio* seinem Glycogen zuschreibt, Eiweisskörpern angehören.

[5]) *Chittenden, R. H.* Ueber Glycogen und Glycocoll in dem Muskelgewebe des Pecten irradians. Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 178. 1875. S. 266—274.

in den Schliessmuskeln dieser Muschel. *Valenciennes* und *Frémy*[1]) stellten ferner auf elementaranalytischem Wege und durch chemische Reactionen fest, dass sich in den Schliessmuskeln der Auster und in den möglichst rein präparirten grossen Muskeln des Mantels von Sepia officinalis leicht darstellbare Mengen von Taurin finden, welches erst später auch in den Muskeln von Leuciscus rutilus (*Limpricht*)[2]), im Pferdefleisch (*Limpricht*)[3]) und in dem Fleischsafte von Phocæna communis (*Jacobsen*)[4]) aufgefunden wurde. *Sénarmont*'s krystallographische Messungen der von *Valenciennes* und *Frémy* aus den Molluskenmuskeln gewonnenen Krystalle befestigten noch die Ueberzeugung, dass das so dargestellte Taurin mit dem von *Gmelin* aus der Wirbelthiergalle gewonnenen identisch ist. *Stædeler* und *Frerichs*[5]), welche das Taurin im Schliessmuskel, im Mantel und in den Kiemen von etwa 60 Anodonta anatina mit einiger Sicherheit nicht nachweisen konnten, bestätigten dessen Vorkommen in den Schliessmuskeln und den Kiemen, denen indess ein Theil des Mantels beigemengt war, von der Auster. *Frédericq*[6]) fand Taurin in den Muskeln von Octopus vulgaris und mir[7]) gelang es,

---

[1]) *Valenciennes* et *Frémy*. Recherches sur la composition des muscles dans la série des animaux. Compt. rend. T. 41. 1855. p. 735—741. — Recherches sur la composition des œufs et des muscles dans la série des animaux. Ann. de Chim. et de Phys. Sér. III. T. 50. 1857. p. 129—178.

[2]) *Limpricht, H.* Vorläufige Notiz über einige Bestandth. der Fleischflüssigkeit von Fischen. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 127. 1863. S. 185—189.

[3]) *Limpricht, H.* Ueber einige Bestandtheile der Fleischflüssigkeit. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 133. 1865. S. 293—305.

[4]) *Jacobsen, O.* Unters. der Fleischflüssigkeit von Phocæna communis. Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 157. 1871. S. 227—232.

[5]) *Stædeler, G.* u. *Frerichs, Fr. Th.* Ueber das Vorkommen von Harnstoff, Taurin und Scyllit in den Organen der Plagiostomen. Journ. f. pract. Chemie. Bd. 73. 1858. S. 51. Anm.

[6]) *Frédericq, L.* Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. Extrait des Bulletins de l'Acad. r. de Belgique. Sér. II. T. 46. 1878. No. 11. p. 58.

[7]) *Krukenberg,* Vergl. physiol. Studien a. d. Küsten d. Adria. II. Abth. S. 30 ff.

diesen Körper durch seine chemischen Eigenschaften und seine Krystallform nicht nur in den Muskeln verschiedener Acephalen, sondern auch in denen einiger Gastropoden weiterhin nachzuweisen. Bestimmbare Mengen von Kreatin und Kreatinin wurden von *Valenciennes* und *Frémy* in den von ihnen untersuchten Molluskenmuskeln nicht aufgefunden; spätere experimentell begründete Angaben über die An- oder Abwesenheit dieser Stoffe in den Muskeln dieser Thiere sind mir nicht bekannt geworden.

Erwähne ich ferner, dass auch versucht wurde,[1]) die Gerinnungstemperaturen der wässerigen Auszüge von einigen Molluskenmuskeln zu bestimmen, und endlich, dass schon *Bernstein*[2]) fand, dass die anhaltend thätigen Schliessmuskeln von Anodonta und Mytilus deutlich sauer, die Muskeln des Fusses dagegen neutral reagiren, dass auch nach *Voit*[3]) der Schliessmuskel bei Anodonta eine deutlich saure Reaction besitzt, so glaube ich allen Arbeiten in dieser Richtung, über welche bislang in den Lehrbüchern Bericht erstattet wurde, Rechnung getragen zu haben. Man ersieht, dass Untersuchungen über das Vorkommen des Hypoxanthins und Inosits in den Molluskenmuskeln noch ganz fehlen, dass auch erneuete Prüfungen auf den Kreatingehalt nothwendig sind.

Die Schliessmuskeln von 34 Stück hier käuflicher sog. americanischer Austern wurden sehr fein zerhackt, mit Wasser ausgelaugt und nach dem beschriebenen analytischen Gange auf Kreatin, Kreatinin, Hypoxanthin und Inosit untersucht. Die Ergebnisse dieser Versuche sind rein negative; ich erhielt aus dem

---

[1]) *Bernstein, J.* De animalium evertebratorum musculis nonnulla. Dissertatio. Berolini. 1860. *Krukenberg*, Vergl. physiol. Studien an den Küsten der Adria. II. Abth. Heidelberg. 1880. S. 8.

[2]) *Bernstein*, a. a. O.

[3]) *Voit, C.* Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860. S. 470—498.

Fleischsafte weder nach vorhergegangenem Kochen mit Salzsäure Kreatininchlorzinkkrystalle noch mikroskopisch erkennbare Nadelbüschel von salpetersaurem Hypoxanthinsilber, noch durch die *Scherer*'sche Probe wahrzunehmende Inositmengen. Gleichfalls misglückten meine Versuche, einen der vier Stoffe in dem wässerigen Auszuge des Hautmuskelschlauches von Helix pomatia — über 80 Schnecken wurden zur Untersuchung verwendet — und von Tethys fimbria nachzuweisen. Zwar ist die gründliche Wasserextraction und die Gewinnung klarer Filtrate bei den Muskeln der Weinbergsschnecken wegen ihrer schleimigen Beschaffenheit sehr erschwert; es liess sich jedoch diesen Schwierigkeiten leicht durch Essigsäurezusatz zum Extractionswasser oder dadurch, dass die Schnecken statt mit Wasser mit sehr verdünntem Alkohol ausgezogen wurden, abhelfen. In den so gewonnenen gut filtrirbaren Auszügen, welche, wie ich glaube, bei meinem Operiren kaum eine Einbusse an Kreatin, Hypoxanthin und Inosit erfahren hatten, war jedoch keiner dieser Stoffe aufzufinden.

Als frei von Kreatin resp. Kreatinin und Inosit erwiesen sich ferner die Schliessmuskeln von Pectunculus pilosus. Das Wasserextract war von etwa 20—30 dieser Muskeln in Triest von mir angefertigt und, zur Syrupsconsistenz verdampft, hatte es sich bis zum Beginn meiner Untersuchung, welche ein halbes Jahr später erfolgte, gut erhalten. Das Mikroskop zeigte mir aber, dass ich eine sicher nachweisbare Menge von Hypoxanthin (als salpetersaures Hypoxanthinsilber erkannt) aus den Muskeln erhalten hatte, dessen Entstehung aus angegebenen Gründen zwar fraglich bleiben muss.

Erst nachdem ich das Material, welches mir von Helix, Ostrea und Pectunculus zu Gebote gestanden, für den Kreatinnachweis nach der üblichen Methode verbraucht hatte, wurde ich mit der grossen Empfindlichkeit der *Weyl*'schen Kreatinin-

probe bekannt. Ich benutzte zwei bis dahin ununtersucht gelassene, eingedickte wässerige Auszüge — der eine stammte von den Hautmuskelschläuchen mehrerer Doriopsis limbata, der andere von den nämlichen Organen einiger Tethys fimbria — dazu, den Kreatin- resp. Kreatininnachweis auch durch diese Reaction zu versuchen. Als ich aus dem Muskelauszuge von Doriopsis die Phosphate, den Inosit etc. durch die Bleisalze fortgeschafft, das Filtrat durch Schwefelwasserstoff entbleit und das in der eingedickten Lösung möglichenfalls enthaltene Kreatin durch längeres Kochen bei Salzsäurezusatz in Kreatinin umzuwandeln versucht hatte, entstand nach Zusatz weniger Tropfen einer schwachen Nitroprussidnatriumlösung bei allmäliger Neutralisation der salzsauren Flüssigkeit durch sehr verdünnte Natronlauge eine röthliche Färbung, die nach einigen Stunden noch beträchtlich an Intensität zunahm und sich als ein schönes Rosa tagelang erhielt. Man könnte geneigt sein, diese Farbenreaction auf geringe Quantitäten von Kreatinin, welches vermuthlich als Kreatin in den Muskeln vorgebildet sein würde, zu beziehen; es gelang mir aber weder aus dem Rest der nicht mit Salzsäure behandelten Flüssigkeit bei wochenlanger Aufbewahrung im concentrirten Zustande Kreatin, noch in der nach dem Kochen mit Salzsäure neutralisirten Lösung auf Chlorzinkzusatz die mikroskopisch so leicht zu erkennenden Sphäroide des Kreatininsalzes auskrystallisiren zu sehen. Im Hinblick darauf, dass auch Schwefelalkalien mit dem Nitroprussidsalze ähnlich gefärbte Lösungen geben, wird man aber — besonders in dem vorliegenden Falle — dieser Farbenreaction keinen unbedingten Werth zugestehen können.

In dem ebenso weiter behandelten Wasserextracte der Tethysmuskeln verrieth sich aber auch durch die *Weyl*'sche Reaction ein kreatininartiger Körper durchaus nicht.

Es scheint mir nach meinen Versuchen, dass die Substanzen,

um deren Nachweis es mir in den Molluskenmuskeln zu thun gewesen ist, jedenfalls in ihnen in ungleich geringerer Menge als in den meisten quergestreiften Muskeln der höheren Thiere vorkommen, wenn schon die eine oder die andere nicht bei allen Vertretern dieses Typus absolut fehlen mag.

Würmer.

Auch in den Muskeln der Würmer fehlt das Glycogen nicht. Schwalbe[1]) fand es in der Marksubstanz der Blutegelmuskeln.

In einer trocken 100—200 gr. schweren, zwar zuvor mit absolutem Alkohol wiederholt behandelten Masse, bestehend aus den ihrer Darmcontenta beraubten Lumbriciden (L. complanatus) vermisste ich den Inosit, das Hypoxanthin, das Kreatin und Kreatinin.

Krebse.

In den Muskelauszügen mehrerer Krebsarten wollen *Valenciennes* und *Frémy* die Gegenwart des Kreatin und Kreatinin dargethan haben; über die Darstellung und den Nachweis dieser Körper in den Krebsmuskeln fehlen zwar in ihren Mittheilungen leider jede Angaben. Auch wurde, wie ich anderen Ortes[2]) erwähnte, Glycogen in Krebsmuskeln aufgefunden und die Coagulationstemperaturen der wässerigen Auszüge von Flusskrebs- (*Bernstein*) und Hummermuskeln[3]) festgestellt. Nach *Bernstein* reagiren wiederholt vom Nerven aus oder direct gereizte Scheerenmuskeln von Astacus deutlich sauer, während dieselben sonst neutrale Reaction zeigen. Nach *Frédericq* und *Vandevelde*[4]) ist

---

[1]) *Schwalbe, G.* Ueber den feinern Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869. S. 220.

[2]) Vergleichend-physiol. Studien etc. Abth. II. S. 52—61.

[3]) Ibid. Abth. II. S. 10.

[4]) *Frédericq, L.* et *Vandevelde, G.* Physiologie des muscles et des nerfs du Homard. Extrait des Bull. de l'Acad. r. de Belgique. Sér. II. T. 47. No. 6. 1879. S. 15.

der lebende Muskel vom Hummer schwach alkalisch, bei der Contraction nimmt er aber neutrale, ja selbst saure Reaction an; ein kurze Zeit tetanisirter Muskel röthet ebenfalls blaues Lackmus.

Auch Harnstoff scheint in den frischen Muskelauszügen vom Hummer vorzukommen,[1]) ob aber das Tyrosin, welches sich in den eingedickten wässerigen Hummermuskelextracten in den typischen Garbenformen reichlich ausscheidet, in den Muskeln präformirt enthalten ist, bedarf wie das Tyrosinvorkommen bei Wirbellosen[2]) überhaupt noch speciellerer Untersuchungen.

Mich interessirte besonders die Angabe von *Valenciennes* und *Frémy*, nach welcher Krebsmuskeln Kreatin und Kreatinin enthalten, und ich bemühte mich mehrfach, diese Substanzen daraus abzuscheiden. Meine Bemühungen in dieser Richtung sind aber völlig erfolglos geblieben, obgleich ich wiederholt grössere Mengen (Portionen von 56, 70 und von über 200 gr.) rein präparirten Hummerfleisches in Arbeit genommen habe. Ich erhielt weder Kreatininchlorzinkkrystalle noch, wenn ich nach *Weyl*'s Verfahren das Kreatinin nachzuweisen versuchte, irgend eine Andeutung von Rothfärbung. Vielleicht haben sich die französischen Forscher durch die Alkalisalze, welche sich besonders leicht und in wohlausgebildeten, durchsichtigen Krystallen aus den entbleiten Hummerauszügen bei zunehmender Concentration abzuscheiden pflegen, täuschen lassen. In gleicher Weise völlig ne-

[1]) *Krukenberg*, a. a. O. S. 34. Beiläufig sei bemerkt, dass nach *Stædeler* (Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. IX. 1858. S. 441) auch das Blut gesunder Seidenraupen Harnstoff enthält.

[2]) Vergl. meine Vergl. physiol. Studien etc. Abth. II. S. 34. Ausserdem vermuthete schon *Warren de la Rue* (Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 64, S. 35) die Gegenwart von Tyrosin in der Cochenille; *Stædeler* und *Frerichs* (Journ. f. pract. Chem. Bd. 73, S. 48) ferner vermissten sowohl das Tyrosin wie das Leucin nur in wenigen Thierclassen (Eingeweidewürmer, Seequallen), während sie bei Crustaceen, Spinnen und Insecten ganz besonders reichlich Leucin, z. Th. auch Tyrosin antrafen.

gativ fielen die Ergebnisse meiner Bemühungen aus, die Anwesenheit des Kreatin resp. des Kreatinin in dem Wasserextracte der Langustenmuskeln darzuthun, obschon auch hier die mit grosser Sorgfalt rein präparirte Fleischmasse zu der Analyse ausreichend gewesen sein dürfte. Keine Andeutungen weder des Inosits noch des Hypoxanthinvorkommens in den Wasserextracten dieser Krebsmuskeln gaben sich mir zu erkennen. Die beim Kochen des durch Schwefelwasserstoff entbleiten Filtrates mit essigsaurem Kupfer entstehende Fällung war ausserordentlich gering und zeigte nicht die chocoladenbraune Farbe, welche den Kupferverbindungen der Xanthinkörper eigenthümlich ist; trotzdem versäumte ich nicht den Filtrationsrückstand in Salpetersäure zu lösen, mit Silbernitratlösung zu versetzen und den Niederschlag, wie angegeben wurde, von Chlorsilber zu reinigen. Unter dem Mikroskope bemerkte ich aber nichts, was man als salpetersaures Hypoxanthinsilber hätte ansprechen können.

Muskelmagen körnerfressender Vögel.

War schon durch das Misslingen des Nachweises von Kreatin, Kreatinin, Hypoxanthin und Inosit in den quergestreiften Schwanz- und Scheerenmuskeln von Hummer und Languste, in dem theilweise doppeltschräggestreiften Schliessmuskel der Auster[1]) die Auffassung: es möchte die Abwesenheit dieser Stoffe mit der verschiedenen histologischen Structur der Muskeln insofern in Beziehung stehen, als die meisten Molluskenmuskeln keine Streifung erkennen lassen, — als unrichtig ausgeschlossen, deuteten meine Befunde vielmehr darauf hin, dass es sich dabei um typische Unterschiede zwischen Vertebraten und Evertebraten handele, so dehnte ich meine Untersuchungen doch auch auf die glatte Muskulatur der Wirbelthiere aus, als deren Repräsentant die

[1]) Vgl. *G. Schwalbe,* Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869. S. 205.

Muskelmägen der körnerfressenden Vögel für diesen Zweck mir die günstigsten Objecte zu sein schienen. Unterscheiden sich die glatten Muskelfasern des Vogelmagens chemisch doch schon dadurch von den meisten quergestreiften Wirbelthiermuskeln, dass sie wie die Muskeln des Rinderdarmes und der Arterien im Leben alkalisch reagiren und diese Reaction auch durch alle Stadien des Absterbens hindurch bis zur Ammoniakentwicklung bei der Fäulniss bewahren *(Du Bois-Reymond)*.

Die zu meinen Analysen benutzten Mägen wurden von dem anhaftenden Fett- und Bindegewebe befreit, aufgeschnitten, von den Inhaltsmassen gesäubert und die derbe Hornplatte an ihrer Innenfläche sorgfältig abgelöst. Ich untersuchte 1) zwei grosse Mägen von wilden Enten, 2) zehn Hühner- und 6 Taubenmägen und 3) acht Hühnermägen.

Die Ergebnisse, zu welchen ich bei Befolgung der beschriebenen Darstellungsweisen gelangte, sind folgende: Weder durch wochenlanges Stehenlassen der auf dem Wasserbade hinreichend concentrirten Flüssigkeit schieden sich Kreatinkrystalle ab, noch gelang mir nach dem Kochen des gereinigten Fleischsaftes mit Salzsäure die Gewinnung von Kreatininchlorzink oder die *Weyl*'sche Reaction. Inosit war in den Auszügen, welche aus den Hühner- und Taubenmägen angefertigt waren, gleichfalls nicht nachzuweisen, und nur bei den Mägen der wilden Enten erhielt ich mittelst der *Scherer*'schen Probe eine sehr schwache Rothfärbung, welche mir einen Schluss auf die Anwesenheit von Inosit nicht genügend zu stützen scheint. Trotzdem ich in allen drei Portionen kein Kreatin und keinen Inosit aufzufinden vermochte, so war dagegen ihr Hypoxanthingehalt ein ziemlich bedeutender. Selbst aus den beiden Entenmägen gewann ich so grosse Quantitäten von salpetersaurem Hypoxanthinsilber, dass ich daraus noch weiterhin salpetersaures Hypoxanthin von charakteristischer Gestalt darstellen konnte. Dasselbe Salz erhielt ich auch bei der Zersetzung des salpeter-

sauren Hypoxanthinsilbers, welches ich aus dem Fleischsafte von den acht Hühnermägen gewonnen hatte, durch Schwefelwasserstoff.

Skeletmuskeln von Fischen.

Nicht nur die Muskeln wirbelloser Thiere und die des Vogelmagens zeigen auffallende chemische Unterschiede von der quergestreiften Muskulatur der höheren Wirbelthiere, sondern es wurde auch die Zusammensetzung des Fleisches mehrerer Fische davon bemerkenswerth verschieden gefunden. Kreatin wurde zwar als constanter Bestandtheil fast aller darauf untersuchten Fischmuskeln nachgewiesen. *Liebig*[1]) fand es im Hechtfleische; *Gregory*[2]) im Fleische von Raja batis und Gadus morrhua; *Stædeler*[3]) in den Muskeln, dem Herzen und den Kiemen von Raja batis, in den Muskeln von Spinax acanthias und Petromyzon fluviatilis, es fehlte nur im Herzfleische von Scyllium canicula; *Limpricht*[4]) gewann Kreatin aus der Fleischflüssigkeit von Leuciscus rutilus. *Max Schultze*[5]) konnte in

[1]) *Liebig, J.* Ueber die Bestandtheile der Flüssigkeiten des Fleisches. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 62. 1847. S. 257—369.

[2]) *Gregory, W.* Ueber den Gehalt einiger Fleischarten an Kreatin. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 64. 1848. S. 100—108.

[3]) *Stædeler* u. *Frerichs* a. a. O. *Stædeler, G.*, Ueber das Vorkommen und eine einfache Darstellungsweise des Kreatins. Journ. f. pract. Chem. Bd. 72. 1857. S. 256.

[4]) *Limpricht, H.* Vorläufige Notiz über einige Bestandtheile der Fleischflüssigkeit von Fischen. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 127. 1863. S. 185—189.

[5]) *Schultze, M.* Ergebnisse einiger die electrischen Organe von Torpedo u. das Schwanzorgan von Raja betreffender chemischer Untersuchungen. Journ. f. pract. Chem. Bd. 82. 1861. S. 1—12. *Schultze* gibt in dieser Arbeit an, dass die electrischen Organe lebender Zitterrochen deutlich sauer reagiren. Diese Angabe ist später von *F. Boll* (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 98) berichtigt, welcher nachwies, dass die electrischen Organe von Torpedo sich genau so verhalten, wie es *Du Bois-Reymond* (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 846) von denen des Malapterurus angegeben hatte, dass an ihnen selbst dann noch keine saure Reaction zu constatiren ist, wenn sie sich zuvor in energischer Thätigkeit befunden hatten. Meine an

dem electrischen Organe von Torpedo nur Kreatinin, kein Kreatin nachweisen, doch da er den Auszug »mit wenig concentrirter Salzsäure übergossen auf dem Wasserbade so lange erwärmte, bis alle Salzsäure entwichen war«, wird er wohl vorher das Kreatin in Kreatinin verwandelt haben. Auch Taurin wurde in dem Fleische von Leuciscus rutilus (*Limpricht*) gefunden; Dextrin im Fleische von Häringen, Plötzen, Hornhechten und Flundern (Platessa flesus) jedoch vermisst (*Limpricht*). Xanthin wird als Bestandtheil des Fischfleisches von *Scherer*[1]) erwähnt.

Als chemische Besonderheiten werden für die Muskeln einiger Fische vielleicht notirt werden dürfen:

1) der reiche Gehalt der Muskeln von Spinax acanthias

Torpedo marmorata ausgeführten Bestimmungen (Vgl. physiol. Studien etc. II. Abth. S. 11) scheinen bislang die einzigen zu sein, welche über die Gerinnungstemperaturen der wässerigen Auszüge des electrischen Organes, verglichen mit denen der Wasserextracte von Skeletmuskeln desselben Thieres vorliegen.

Es war mir, da ich nicht hinreichend Sorge getragen, dass die Flüssigkeiten bei zunehmender Erwärmung immer sauer blieben, früher nicht geglückt, klare Filtrate zu erhalten. Ich habe desshalb diese Versuche vor Kurzem wiederholt, indem ich die bei Temperaturzunahme alkalescirenden Auszüge durch Essigsäurezusatz immer bei schwachsaurer Reaction erhielt. Ich fand, dass in den wässrigen Extracten von den Muskeln sowie von dem electrischen Organe die erste starke Gerinnselbildung bei 40° C. begann und sich bei fortgesetztem Erwärmen bis gegen 45° C. noch erheblich steigerte. Eine zweite Coagulation erschien in den, nach einer Erwärmung auf 45° C. durch Filtration völlig klar erhaltenen Säften bei 56° C. und war in beiden verschiedenen Auszügen ebenfalls gleichbedeutend. Eine dritte Gerinnung trat in dem klaren Filtrate des bis auf 60° C. erwärmten Muskelsaftes bei 68 – 70° C. auf. Diese letzte Coagulation, welche nicht weniger stark als die vorausgegangenen war, blieb in den Extracten aus dem electrischen Organ fast ganz aus; es entstand in diesen beim weitern Erwärmen von 60—80° C. nur noch eine schwach milchige Trübung.

[1]) *Scherer*, Xanthicoxyd, ein normaler Bestandtheil des thierischen Organismus. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 107. 1858. S. 314.

und Raja batis an Harnstoff (*Stædeler* u. *Frerichs*, *Stædeler*[1]), den *M. Schultze* auch im electrischen Organe von Torpedo antraf, während in dem Fleische von Petromyzon fluviatilis der Harnstoff vermisst wurde (*Stædeler* u. *Frerichs*).

2) Protsäure in dem Fleische von Leuciscus rutilus, Clupea harengus und Belone vulgaris (*Limpricht*).

3) Allantoïn (?) in den Muskeln von Raja batis (*Stædeler*).

Milchsäure vermochte schon *Liebig* im Hechtfleische nachzuweisen; ihr Vorkommen im electrischen Organe der Zitterrochen blieb *M. Schultze* jedoch zweifelhaft, während *Matteucci*[2]) mittheilt, im electrischen Organe von Torpedo Milchsäure gefunden zu haben. Als Zinksalz bestimmte *Limpricht* den Milchsäuregehalt der Muskeln von Leuciscus rutilus und eine der Inosinsäure ähnliche Säure schied er aus dem Fleische von Häringen und Hornhechten ab; aus der Fleischflüssigkeit von Flundern konnte er sie dagegen nicht erhalten.

Ich wählte zu meinen Versuchen zwei Fischarten (Cyprinus Carpio und Perca fluviatilis) aus, deren Fleisch noch nicht Gegenstand der Untersuchung gewesen ist, und die auch anatomisch den bislang in dieser Richtung untersuchten Formen hinreichend fern stehen[3]). Die Fische wurden durch einige Schläge auf den Kopf getödtet, der Kopf und die Eingeweide entfernt und das Schuppenkleid abgezogen. Erfolgreich bediente ich mich bei letzter Operation einer Methode, welche beim Ausstopfen von Fischen allgemein Anwendung findet. Ich stiess nach Entfernung des Kopfes mit einem stumpfen, langgriffeligen Metallspatel zwischen Haut und Muskulatur ein und konnte so, indem ich den Spatel gegen

---

[1]) *Stædeler, G.* Weitere Beobachtungen über das Vorkommen von Harnstoff in den Organen der Plagiostomen. Journ. f. pract. Chem. Bd. 76. 1859. S. 58–60.

[2]) *Matteucci, Froriep*'s Notizen. 1838. Bd. V. S. 215.

[3]) Das Untersuchungsmaterial bestand in zwei mittelgrossen Karpfen und in zwölf kleineren Barschen.

das Schwanzende hin allmälig mehr und mehr in die Tiefe führte, in wenigen Minuten die Hautdecke vollständig und rein von den unterliegenden Geweben abtrennen. Die muskulösen Seiten-, Bauch- und Rückenplatten wurden darauf vom Rückgrat abpräparirt, die Flossen und grösseren Gräten entfernt, und das Fleisch auf einer Fleischhackmaschine zerkleinert. Was an Gräten vorher nicht genügend aus dem Fleische beseitigt war, liess sich noch müheloser aus der in dieser Weise zerkleinerten Masse nachträglich herauslesen.

Alle früheren Untersucher stiessen bei der wässerigen Extraction des Fischfleisches auf Schwierigkeiten, welche sie nicht vollständig überwunden haben; denn um die der Extraction, der Anfertigung klarer wässeriger Filtrate so äusserst hinderliche grosse Fettmenge aus den Fischmuskeln zu beseitigen, genügt es nicht, das Fleisch allein mit Alkohol zu behandeln, sondern eine nachherige gründliche Extraction mit Aether scheint mir dringend geboten. Ich verfuhr folgendermassen: Das Fischfleisch wurde einen Tag mit absolutem Alkohol behandelt; der Alkohol abfiltrirt, das Fleisch sowie der Verdampfungsrückstand des alkoholischen Auszuges in einem *Mohr*'schen Extractionsapparate 12 Stunden lang der Einwirkung von Aetherdampf ausgesetzt. Das so völlig entfettete Fleisch wurde in ganz derselben Weise, wie es zu Anfang dieses Aufsatzes beschrieben ist, mit Wasser ausgezogen und weiter verarbeitet. Der wässerige Auszug liess sich leicht filtriren und wurde durchaus klar erhalten.

In den Muskeln des Karpfen, wie in denen des Barsch fand ich reichlich Kreatin, aber kein Kreatinin; aus den eingedickten Auszügen hatten sich ziemlich reine Kreatinkrystalle abgeschieden, nicht erhielt ich aber aus den neutralisirten Flüssigkeiten auf Zusatz von Chlorzinklösung das schwerlösliche Kreatininsalz. Ein Theil der Kreatinkrystalle wurde durch Kochen mit Salzsäure in Kreatinin übergeführt und als Kreatininchlorzink weiterhin nach-

gewiesen. Bemerkenswerth scheint mir, dass es in beiden Fällen mehr als 24 Stunden bedurfte, bis sich das Kreatininchlorzink ausschied. Hatte die Krystallisation aber erst einmal begonnen, so bedeckte sich auch in kurzer Zeit die ganze Wandung des Gefässes mit den Krystallconcretionen. Wurde die Lösung stärker concentrirt, so erfolgte eine neue Krystallisation, und als ich nach abermals 14 Tagen die Flüssigkeit zur Hypoxanthindarstellung verwendete, hatte sich der Kreatininchlorzinkniederschlag noch um ein Bedeutendes vermehrt. Diese Erfahrungen veranlassten mich, auf jede quantitative Bestimmung des Kreatingehaltes der Fischmuskeln, welche nur höchst ungenau ausfallen konnte, zu verzichten.

Ganz besonders viel salpetersaures Hypoxanthinsilber, welches ich weiterhin zu salpetersaurem Hypoxanthin verarbeitete, erhielt ich aus dem Karpfenfleische; eine geringere, aber mikroskopisch als solches sicher festzustellende Menge gewann ich aus den Muskeln von Perca.

Den Inosit, dessen Vorkommen in den Fischmuskeln mir, als ich das Kreatin und Hypoxanthin darin aufgefunden hatte, sehr wahrscheinlich war, vermisste ich sowohl im Karpfen- wie im Barschfleische. Schon der beim Kochen mit basisch-essigsaurem Blei entstandene Niederschlag war äusserst minimal und trotz monatelangem Stehen schied sich aus dem entbleiten und eingedickten, mit Alkohol versetzten Filtrate desselben kein Inosit ab.

Durch Fällen der Fleischbrühe mit Jodquecksilberkalium erkannte schon *Brücke*[1]) das Glycogen in den Karpfenmuskeln.

---

[1]) *Brücke, E.* Eine neue Methode Dextrin und Glycogen aus thierischen Flüssigkeiten und Geweben abzuscheiden. Sitzungsber. d. Wiener Acad. d. Wissenschaften. Bd. 63. 1871.

Embryonale Muskeln.

Durch *Langendorff*'s zahlreiche Versuche[1]) über den Enzymgehalt der Verdauungsdrüsen beim Fötus haben meine Untersuchungen über die Enzymbildung bei Wirbellosen eine sehr werthvolle Ergänzung erhalten. In seiner ausgezeichneten Abhandlung, mit welcher ich leider erst bekannt geworden bin, als die meisten der im Folgenden erörterten Ergebnisse von mir bereits gefunden waren, gedenkt *Langendorff* schon des Werthes, welcher dem Nachweise von Bestandtheilen ausgebildeter und völlig functionsthätiger Muskeln in dem entsprechenden Gewebe des Embryos zukommt. Das Folgende mag dazu dienen, das Interesse für die angeregten Arbeiten wach zu erhalten.

Der seit *Bernard*'s und *Kühne*'s gemeinsamen Untersuchungen allgemein bekannt gewordene Glycogenreichthum fötaler Gewebe bedingte, die Extraction der möglichst rein von Knochen, Knorpel, Nerven Blut und Blutgefässen gesäuberten Muskeln der Rindsembryonen, auf welche sich meine Angaben beschränken, in einer etwas modificirten Weise vorzunehmen.

Aus der ganz wie die aus den Evertebratenmuskeln angefertigten Fleischflüssigkeit wurden die Eiweisskörper durch Erhitzen entfernt, das Coagulum abgeseihet und die stark opalisirende, schlecht filtrirbare Lösung mit der zur Fällung des Glycogens erforderlichen Menge von Alkohol versetzt. Es schied sich ein weisses, zähes, glycogenhaltiges Gerinnsel aus, welches sich rasch absetzte und mit Leichtigkeit abfiltrirt werden konnte. Dass durch den Alkoholzusatz keiner der nachzuweisenden Muskelstoffe aus dem Fleischsafte in erheblicherer Menge mitentfernt war, dürfte schon aus meinen in beistehender Tabelle zusammengestellten Befunden ersichtlich werden.

---

[1]) *Langendorff, O.* Ueber die Entstehung der Verdauungsfermente beim Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879. Physiologische Abth. Heft 1 u. 2. S. 95.

Tabellarische Uebersicht der Ergebnisse meiner Versuche über das Vorkommen des Kreatins, Kreatinins, Hypoxanthins und Inosits in den Muskeln von Rindsembryonen.

(Die Längenangaben beziehen sich auf den Abstand der Schwanzwurzel von der Schnauzenspitze[1]). + bedeutet gefunden, 0 nicht gefunden. Wenn auf die betreffende Substanz nicht geprüft wurde, blieb die Rubrik unausgefüllt.)

<table>
<tr><th></th><th>Länge in mm.</th><th>Kreatin.</th><th>Kreatinin.</th><th>Hypoxanthin.</th><th>Inosit.</th></tr>
<tr><td>1.</td><td>865</td><td>+</td><td></td><td>+</td><td>+</td></tr>
<tr><td>2.</td><td>520</td><td>+</td><td>0</td><td>+</td><td></td></tr>
<tr><td>3.</td><td>460</td><td>+</td><td>0</td><td>+</td><td>+</td></tr>
<tr><td>4.</td><td>320</td><td></td><td></td><td>+</td><td></td></tr>
<tr><td>5.</td><td>290</td><td>+</td><td>0</td><td>+</td><td rowspan="2">+</td></tr>
<tr><td>6.</td><td>287</td><td>+</td><td></td><td>+</td></tr>
<tr><td>7.</td><td>190</td><td>+</td><td></td><td>+</td><td></td></tr>
<tr><td>8.</td><td>184</td><td rowspan="2">+</td><td rowspan="2">0</td><td rowspan="2">+</td><td rowspan="2">+</td></tr>
<tr><td>9.</td><td>180</td></tr>
</table>

Dieser tabellarischen Uebersicht habe ich kaum noch etwas hinzuzusetzen. Ueber die Abscheidung und den Nachweis der einzelnen Stoffe ist im Vorhergehenden genügend gehandelt. Nur das sei wiederholend bemerkt, dass das Kreatin nicht nur an seiner Krystallform erkannt, sondern dass aus einem Theil desselben auch stets Kreatininchlorzinkkrystalle dargestellt wurden, dass die Gegenwart des Hypoxanthins nicht nur durch die Darstellung seiner Verbindung mit Silbernitrat constatirt, sondern dass diese in der Mehrzahl der Fälle (No. 1, 2, 4, 8 u. 9) auch in die so charakteristischen Hypoxanthinnitratkrystalle übergeführt wurde, und dass Proben dieser Substanz auf Porcellanscherben mit wenig Salpetersäure er-

[1]) *Langendorff* mass den Abstand vom Scheitel bis zur Analöffnung. Obgleich mir sein Verfahren nicht zweckmässig erscheint, so wäre ich, um mit den seinigen vergleichbare Resultate zu erzielen, doch gern seiner Messungsmethode gefolgt, wenn ich davon schon bei Beginn meiner Versuche Kunde erhalten hätte. So müssen folgende zwei Notizen zur Vergleichung unserer Ergebnisse genügen. Der Abstand der Schwanzwurzel von dem Hinterhauptsloche betrug bei Fötus 5 196 und bei Fötus 9 132 mm.

hitzt einen gelben Rückstand liessen, der mit einigen Tropfen Natronlauge erwärmt die bekannte rosenrothe bis violette Färbung annahm. Dass ferner der Inosit nicht nur mikroskopisch, sondern auch durch die *Scherer*'sche Probe als solcher erkannt wurde, dass ich endlich von dem Hypoxanthinsilbersalze stets so bedeutende Quantitäten gewann, dass ich an der Präexistenz des Hypoxanthins in den Muskeln durchaus keinen Zweifel hegen konnte.

Obgleich quantitative Bestimmungen der erhaltenen Mengen dieser Substanzen, welche mir überdiess wenig Zuverlässliches hätten bieten können, nicht in meiner Absicht lagen, so glaube ich doch, wenn ich auf Grund meiner Befunde annehme, dass die von mir analysirten Muskeln des jüngsten Embryo verhältnissmässig nicht viel ärmer an diesen Stoffen waren als die des fast ausgetragenen 865 Mm. langen Fötus, von der Wahrheit nicht sehr enfernt zu sein.

Es ist seltsam, mit welcher Bereitwilligkeit man den Muskelbestandtheilen höherer Thiere, besonders dem Kreatin, eine grosse Verbreitung im Thierreiche zugestanden hat. Obgleich *Valenciennes* und *Frémy* in ihren Mittheilungen von den Molluskenmuskeln ausdrücklich bemerken: «ils ne contiennent plus de quantités appréciables de phosphate acide de potasse, d'acide oléophosphorique, de créatine et de créatinine: ces principes immédiats sont remplacés par une matière cristalline, que nous signalerons ici d'une manière spéciale» (Taurin), so findet sich trotzdem in der ersten Auflage des Lehrbuches der physiologischen Chemie von *Gorup-Besanez*[1]) angegeben, diese Forscher hätten in den Muskeln der Acephalen und Cephalopoden Kreatin und Kreatinin gefunden. Noch letzthin meinte *Gorup-Besanez*[2]), dass das

---

[1]) *Gorup-Besanez, E. F. v.* Lehrbuch der physiologischen Chemie. Erste Auflage. 1862. S. 225.

[2]) *Gorup-Besanez, E. F. v.* Lehrb. d. physiol. Chemie. Vierte Auflage. 1878. S. 230.

Kreatin «constant und als Normalbestandtheil im Safte der quergestreiften und glatten Muskeln aller Thierklassen vorkomme». Auch *Hoppe-Seyler* [1]) glaubt, «dass sich das Kreatin in dem Safte der willkürlichen und glatten Muskeln der Wirbelthiere und vieler Avertebraten finde». Auf wessen Versuche sich diese Aussprüche gründen, ist mir unbekannt geblieben. Meine Untersuchungen und die Revision der Arbeiten anderer Autoren führen zu einem ganz anderen Resultate. Es hat sich ergeben, dass das Kreatin, das Hypoxanthin und der Inosit bereits in den Muskeln eines nur 180 Mm. langen Rindsfötus sicher nachzuweisen sind, dass von keiner einzigen dieser Substanzen aber mit annähernder Gewissheit bislang gezeigt werden konnte, dass sie einen Bestandtheil der glatten, quergestreiften oder doppeltschräggestreiften Muskeln von Wirbellosen ausmacht! Auf jede voreilige Verallgemeinerung bereitwilligst Verzicht leistend, glaube ich so dem gegenwärtigen Thatbestande den getreuesten Ausdruck gegeben zu haben. Man könnte zwar mit *Schlossberger* [2]) der Ansicht sein, dass speciell das Kreatin in den Muskeln der Wirbellosen nur desshalb nicht nachgewiesen wurde, weil man keine grössere Mengen, «nicht mehrere Pfunde Fleisch» in Arbeit nahm. Wenn ich aber bedenke, dass ich die Gegenwart dieser Stoffe in sehr geringen Mengen embryonalen Muskelfleisches zweifellos darthun konnte, sie dagegen in viel grösseren Portionen von Hummer-, Langusten- und Schneckenmuskeln ständig vermisste, dann möchte ich auf diesen Einwand kein grosses Gewicht legen; denn die sicherlich sehr bedeutenden quantitativen Verschiedenheiten, welche in dieser Beziehung zwischen den Wirbelthier- und den daraufhin untersuchten Evertebratenmuskeln

---

[1]) *Hoppe-Seyler, F.* Handbuch der phys.- und path.- chemischen Analyse. Vierte Auflage. 1875. S. 177.

[2]) *Schlossberger, J. E.* Vergleichende Thierchemie. 1856. Zweite Abtheilung. S. 181.

aufgefunden sind, werden sich schwerlich berichtigen lassen. Spätere Untersuchungen werden aber erst zu lehren haben, ob in der An- oder Abwesenheit dieser Substanzen in den willkürlichen Muskeln ein durchgreifender Unterschied zwischen Vertebraten und Evertebraten thatsächlich gegeben ist.

Zum Schlusse erlaube ich mir noch, auf einige Ergebnisse ähnlicher Art hinzuweisen. Seit den Arbeiten deutscher, besonders aber englischer Forscher[1]) muss dem Hämoglobin eine weite Verbreitung im Thierreiche eingeräumt werden, nach der Mittheilung von *T. L. Phipson*[2]) scheint ein dem Hämoglobin verwandter Körper selbst bei einer Alge (Palmella cruenta) vorzukommen. Trotzdem mehrere Thatsachen zu der Anschauung berechtigen, die Gallenfarbstoffe (im engeren Wortsinne) aus dem Hämoglobin entstehen zu lassen, so hat man letztere doch selbst bei hämoglobinhaltigen Wirbellosen (Aphrodite, Lumbricus, Planorbis) stets vermisst. Ganz ähnlich scheint es mit dem Kreatin und Hypoxanthin zu stehen, mit Stoffen, welche man als Vorstufen des Harnstoffs und der Harnsäure oder als gleichzeitig mit diesen entstehende Spaltungsproducte angesprochen hat. Harnsäure findet man bei Mollusken, Tunicaten und Arthropoden, auch Harnstoff scheint bei Vertretern einiger Classen unter den Wirbellosen nicht zu fehlen, doch ist selbst bei reichlicher Harnsäure- (Helix, Sepia) und vielleicht auch bei Harnstoff- (Homarus) producirenden Formen der Nachweis des Kreatins, des Hypoxanthins und des Inosits in den Muskeln noch nicht geglückt.

---

[1]) Vergl. *Krukenberg*, Vergl.-physiol. Beiträge etc. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. II. S. 19.

[2]) *Phipson*, *T. L.* Comptes rend. T. 89. 1879. p. 316.

Zur Physiologie des Sehepithels,

insbesondere der Fische.

(Mit Tafel III. und 2 Holzschnitten.)

Von **W. Kühne** und **H. Sewall** aus Baltimore.

In der Ueberzeugung, dass die in der Thierreihe bekannten Verschiedenheiten des Baues und der chemischen Zusammensetzung der Retina manche Gelegenheit zum Verständnisse der vom Lichte erzeugten, zahlreichen und sehr verwickelten Veränderungen des Sehepithels bieten würden, haben wir einige vergleichend physiologische Studien begonnen, bei welchen in erster Linie das fast bei allen Wirbelthierclassen verbreitete Tapetum berücksichtigt werden sollte.

Wenn unter dem Tapetum zur Reflexion von Licht günstige Einrichtungen hinter den Sehzellen verstanden werden, so giebt es sowohl retinale, wie chorioïdale Tapeten. Nur die letzteren sind einigermassen bekannt, die ersteren, obwohl von *Brücke* in seiner grundlegenden Arbeit [1]) schon erwähnt, kaum beachtet, vielleicht weil nur ein einziger Fall davon beschrieben und die Bezeichnung Pseudotapetum dafür gewählt wurde. Die Literatur ist schon über das chorioïdale Tapetum ärmer, als man sie über einen physiologisch ersichtlich so bedeutungsvollen Gegenstand erwartet, da sich seit *Eschricht*'s classischer Beschreibung [2]) des fibrösen Tapetums und seit *Brücke*'s Entdeckung des aus Zellen

---

[1]) I. *Müller*'s Arch. 1845. S. 387.

[2]) Ibid. 1838. S. 575.

zusammengesetzten nur zwei ausgedehntere Untersuchungen finden, die eine von *Max Schultze*[1]) „über das Tapetum in der Chorioïdes des Auges der Raubthiere“, worin zuerst die zarten intercellularen Krystalle beschrieben wurden, die andere „über den feineren Bau der Choroïdea des Menschen“ u. s. w. von *H. Sattler*[2]), welcher auch das Tapetum berücksichtigt; ausserdem begegnet man mehreren Bestätigungen der älteren Befunde *delle Chiaje*'s über das Vorkommen grösserer Krystalle an der Vorderseite der Chorioïdea bei den Knorpelfischen. Ueber das retinale Tapetum giebt es nur die eine bestimmte Angabe *Brücke*'s für Abramis Brama (S. 406, a. a. O.); Alles übrige sind blosse Andeutungen, die wir selbst erst nach eigener Beobachtung und Kenntniss des Objectes richtig deuten lernten. *H. Müller* redet am Schlusse des Capitels über die Stäbchenschicht des Barsches (S. 62 der gesammelten und hinterlassenen Schriften) von weisslichen, ausser den Pigmentmolecülen in den retinalen Epithelzellen „bei manchen Fischen“ vorkommenden Körnchen und erklärt die Bezeichnung *Albino*'s, welche *Hannover* solchen Fischen ertheilt habe, für unzutreffend; vielleicht mit Bezug hierauf und direct anschliessend erwähnt er des Kaulbarsches, und dies war uns insofern von Vortheil, als wir die Species (Acerina cernua) gelegentlich berücksichtigten und in deren Auge wirklich ein schönes retinales Tapetum fanden. Ausserdem beobachteten wir dieses Tapetum der Beschreibung *Brücke*'s vollkommen entsprechend bei Abramis Brama, auf welches sich die folgenden Untersuchungen fast ausschliesslich beziehen, ferner bei einer Alburnusart (A. bipunctatus Lin., von den Neckarfischern Stroll genannt), bei Blicca Björkna Lin. und bei Bliccopsis abramo-rutilus Hol., also in der Familie der Percoïden sowohl, wie bei mehreren Gattungen der Cyprin-

[1]) Verhandl. d. naturhist. Vereins der pr. Rheinlande 1872. S. 210. Sitz. v. 27. Nov. 1871.

[2]) *Græfe*'s Arch. XXII. 2 S. 1—100.

oïden[1]). Da wir es nicht als unsere Aufgabe ansehen konnten, der Verbreitung des retinalen Tapetums unter den Fischen weiter nachzugehen, mögen diese Angaben genügen, um dasselbe für mehr als eine Ausnahmsbildung nehmen zu lassen und einiges Interesse dafür zu erwecken.

I. Das Retinaltapetum von Abramis Brama.

Mehr als zwei Drittheile des Augengrundes sind beim Bley (Brachsen) von weisslicher, kaum gelblicher Farbe, die sich vom Eintritte des Sehnerven nach aufwärts bis an den Anfang der Iris erstreckt. Das untere Dritttheil des Grundes gränzt sich fast gradlinig unter der Papille ab und erscheint tief braun. Hebt man die Retina vorsichtig aus dem im Aequator halbirten, frischen Auge des dunkel gehaltenen Fisches ab, so erhält man dieselbe vollkommen durchsichtig, nirgends von etwas Weisslichem oder Braunem bedeckt, während das gesammte Epithel an der Chorioïdea bleibt und die genannten Färbungen verursacht. Nach Entfernung des Epithels erscheint die Chorioïdea überall gleichmässig fast rein schwarz. Das Epithel in Wasser, in Salzlösung oder in den Flüssigkeiten des Auges ausgebreitet, lässt kaum etwas anderes als zahllose weisse und braune Körnchen mit lebhafter Molecularbewegung erkennen; doch sind dieselben zum Theil in Tropfen und Klumpen einer durch Fäden zusammenhängenden, wie schleimigen Masse eingebettet, welche davon bis zur Undurchsichtigkeit erfüllt ist. Um die weissen von den dunklen Körnchen unterscheiden zu können, muss auffallendes Licht zu Hülfe genommen werden: man findet die ersteren dann stark überwiegend und unter ihnen einzelne grössere, abgerundete, zuweilen leicht kantige Concremente. Zwischen gekreuzten

---

[1]) Dr. *O. Nüsslin* in Karlsruhe, der sich speciell mit der Fauna der Badischen Gewässer beschäftigt, hatte die Güte die Bestimmungen vorzunehmen, wofür wir ihm zu besonderem Danke verpflichtet sind.

Nicols unter Abhaltung allen nicht durchfallenden Lichtes erscheint der kreidige Brei bei passender Dicke hell. In Objecten aus dem weissen Theile des Augengrundes zeigen die stärksten Vergrösserungen (*Hartnack*, Syst. 15), sowohl die braunen, wie die weissen Körnchen nur amorph, in solchen aus dem unteren nicht tapetirten Abschnitte, wo es nur braune und durchweg tiefer gefärbte Theilchen giebt, ausser vielen amorphen auch längliche an Krystalle erinnernde Formen des Pigmentes.

Nach Behandlung des von der Retina befreiten Augengrundes mit OsO_4 v. 1 pCt. erhält man einzelne, gut kenntliche, sehr lange Epithelzellen, an welchen ausser den Basen auch die Fortsätze sehr dicht von weissen Körnchen erfüllt sind. Zusatz von Galle zu frisch zerzupftem Epithel macht auch diejenigen Körnchen frei, welche anfänglich von schleimigen Tropfen zusammengehalten sind.

Chemische Bestandtheile des Retinaepithels.

Das Epithel giebt mit Wasser aufgerührt eine milchige, von braunen Flöckchen durchsetzte, zum Sedimentiren nicht geneigte Emulsion. Aetzende Alkalien klären dieselbe bis auf das braune Pigment, indem die weissen Körnchen gelöst werden; Ammoniak verändert die letzteren nicht merklich. Salzsäure und Salpetersäure in nicht zu geringer Menge und Concentration zugefügt, lösen die weissen Körnchen, besonders beim Erwärmen. Unter dem Deckglase entstehen durch Natronlauge derbe Krystallisationen im Umkreise noch ungelöst gebliebener Körnchen, bei Anwendung starker Salzsäure glänzende Nadeln und Prismen; Essigsäure erzeugt keine Veränderung.

Um die Körnchen zu isoliren, wuschen wir entweder die Augengründe durch einen feinen Strahl 3 procentiger entfärbter Galle aus, oder wir nahmen, was noch sicherer jeden unerwünschten Zugang aus der Chorioïdea und der dahinter liegenden Ar-

gentea ausschloss, aus den Augen belichteter Bleye die Retina mit dem Epithel bedeckt heraus und schüttelten sie mit der Galle. In beiden Fällen konnten die freien Körnchen zum grossen Theile durch grobporiges Papier, von den übrigen in Galle unlöslichen Theilen der Netzhaut vollkommen getrennt, im Filtrate suspendirt erhalten werden. Durch Absetzen in Uhrgläsern, Schlemmen und Decantiren erst mit Wasser, dann mit Alkohol und Aether waren die weissen Körnchen von dem grössten Theile der braunen zu scheiden und als hellbräunliches oder gelbliches Pulver zu gewinnen. Dasselbe hinterliess in grösserer Menge auf Platin verglüht kaum erkennbare Spuren Asche, deren alkalische Reaction beim Abwischen des Bleches mit feuchtem Lackmuspapier aber unzweifelhaft war.

Das Guanin der Retina.

Gleich die ersten Proben mit der isolirten Substanz erwiesen dieselbe als Das, was zu vermuthen und bei dem Fischauge nicht überraschend war, nämlich als Guanin. Erhitzen auf Porzellanscherben mit Salpetersäure erzeugte leicht den bekannten intensiv gelben Nitrokörper, der sich in ätzendem Alkali mit tief orangerother Farbe löste, die durch weiteres Erhitzen bis zur beginnenden Eintrocknung in schönen, fast blauen Purpur überging. In eine Mischung von Natronlauge und Chlorkalklösung eingetragen färbten sich die Körnchen sehr dunkel schmutzig braun mit einem Stich ins Grünliche. Die ersteren Reactionen fallen, wie *Salkowski*[1]) mit Recht hervorhob, beim Guanin so intensiv aus und es bildet sich namentlich der gelbe Nitrokörper so leicht, schon bei mässigem einmaligem Erwärmen selbst mit reiner Salpetersäure, dass keinem Geübten der Unterschied vom Xanthin und Hypoxanthin entgehen kann, obschon diese Körper im Grunde an der gleichen, freilich umständlicher, erst durch wiederholtes

---

[1]) *Virchow*'s Arch. L. vergl. S. 185—190.

Abdampfen mit salpetrige Säure enthaltender Salpetersäure zu erzielenden und nicht ganz so intensiv ausfallenden Reaction erkannt werden. Das Hypoxanthin giebt ausserdem die von *Weidel* am Carnin gefundene purpurrothe Färbung beim Abdampfen mit Chlorwasser unter Zusatz einer Spur Salpetersäure und Behandeln des Rückstandes mit NH_3 haltiger Luft, was wir vollkommen zutreffend, bei dem Körper aus der Retina aber nicht fanden. Der letztere erwies sich ferner in Wasser und in NH_3 so schwer löslich, wie es das Hypoxanthin nicht ist und was davon in heissem Wasser gelöst wurde, schied sich später ausser in Körnchen in den das Guanin charakterisirenden kurzen aber deutlich spiessigen Krystallen, oft auch in Nadeln wieder aus, während Hypoxanthin und Xanthin auf diese Weise nur in undeutlich krystallinischen Körnchen zu erhalten sind. Aus HCl unkrystallisirt gab die Masse die bekannten glänzenden Nadeln und Prismen des salzsauren Guanins ohne jede Spur der charakteristischen grossen derben Krystalle der entsprechenden Hypoxanthinverbindung oder der noch weniger zu verkennenden sechsseitigen Tafeln des salzsauren Xanthins. In wenig heisse Salpetersäure eingetragen bildete die Substanz eine gelbe Lösung, die beim Erkalten zu einem Filze feiner Nadeln erstarrte, und wir haben von dieser bestätigen können, was der Entdecker des Guanins, *Unger*, schon bemerkte und *Lehmann*[1]) als besonders vortheilhaft zur Erkennung des Guanins anführt, dass das so erhaltene Nitrat an der Luft unter Verlust von Säure in eine weisse, körnige, aus dicken rhombischen Prismen bestehende Masse übergeht. Sehr bezeichnend für das Guanin und für die Substanz des Retinaepithels fanden wir endlich das Verhalten zu Kali- und Natronlösung, denn wenn man die Körnchen mit einer ungenügenden Menge Alkali kochte und heiss filtrirte, so schieden sich nach längerer Zeit, auch ohne Luft- und CO_2-Zutritt, schneller

---

[1]) Handbuch der physiol. Chemie. Leipzig 1859. S. 90.

nach Zusatz von etwas Alkohol schon makroskopisch als krystallinisch zu erkennende Krusten der Alkaliverbindung aus. Ein Tropfen der alkalischen Lösung unter dem Deckglase verwandelt sich freilich alsbald in eine Milch amorpher Ausscheidungen, aber auch hier bilden sich oft noch deutliche, schwer lösliche Krystalle. Zuweilen bemerkten wir an solchen, gleichviel ob aus unserer Substanz oder aus dem Guanin des Guanos dargestellten Objecten, nach gänzlicher Vertrocknung eine hellrosa Färbung, die nach einigen Tagen in Chamois überging. Mit Salpetersäure unter Zusatz von etwas Silberlösung erhitzt, gaben die Körnchen Ausscheidungen einer Silberverbindung, die von der bekannten unter gleichen Umständen aus Hypoxanthin zu erhaltenden sehr deutlichen Krystallisation leicht zu unterscheiden waren. Dieselben unterschieden sich auch hinreichend vom salpetersauren Xanthin-Silber, da die Wärzchen und Drusen nicht aus so feinen und kurzen Härchen zusammengesetzt waren wie jenes, sondern vielfach wirkliche Nadeln erkennen liessen.

Um das Guanin der Retina zu reinigen, haben wir es in heisser Salpetersäure gelöst, mit Silbernitrat gefällt, nach dem Erkalten erst mit etwas Salpetersäure, dann mit NH_3 gewaschen, wieder in Salpetersäure gelöst, und was sich dann in der Kälte abgeschieden hatte, in H_2O suspendirt mit SH_2 zersetzt. Wir erhielten nach Entfernung des Schwefelsilbers das salpetersaure Salz fast weiss, doch war das daraus mit NH_3 ausgefällte Guanin immer noch gelblich. Es rührt dies wahrscheinlich von einer den Zersetzungsproducten des schwer zu entfernenden Fuscins entstammenden Verunreinigung her, von welcher auch der Antheil des salpetersauren Guaninsilbers, den wir aus den Filtraten und Waschflüssigkeiten durch Uebersättigen mit NH_3 noch erhielten, orangegelb gefärbt blieb. Die Verunreinigung ganz zu beseitigen, dürfte nur durch Wiederholung der Silberfällung oder durch Darstellung des Guanins aus seiner Quecksilberverbindung

gelingen; durch Lösen in Salzsäure oder in Aetzkali und Ausfällen mit NH_3, beziehungsweise mit Essigsäure, war es nicht zu erreichen.

Viel Mühe haben wir verwendet, um zu erfahren, ob die Abramisretina neben den wohl für reines Guanin zu haltenden aschefreien Körnchen noch gelöstes Guanin oder eine Alkaliverbindung desselben enthalte. Wir konnten darüber schwer entscheiden, weil die Körnchen durch kein Filter ganz zurückgehalten wurden und sich nur aus einer mit 10procentiger NaCl-Lösung hergestellten Lösung des Epithels, die auch am wenigsten trübe filtrirte, vollkommen absetzten. In dieser Guanin zu entdecken, gelang nicht. Ein andrer Weg die suspendirten Theilchen zu entfernen bestand darin, die Netzhäute oder nur das Epithel mit dialysirter neutraler Trypsinlösung zu verdauen, wobei sich die Körnchen in dem Masse absetzten, als diffusible Stoffe an die Stelle der unverdauten colloïden traten. Auch in diesen Lösungen vermochten wir kein Guanin nachzuweisen, obwohl die Epithelmassen immer alkalisch reagirten und der Trypsinlösung dieselbe Reaction sehr deutlich mittheilten. Einige in Rücksicht auf *Piccard*'s[1]) Beobachtung des Vorkommens von Hypoxanthin neben dem Guanin im Lachssamen noch angestellte Versuche, die wir zur Entscheidung der Frage, ob überhaupt etwas Xanthin oder Hypoxanthin in der epithelhaltigen Netzhaut enthalten sei, anstellten, ergaben nur negative Resultate; wir hatten dazu Extracte mit heissem Wasser oder mit kaltem verdünntem NH_3 bereitet, die mittelst der bekannten, durch das Verhalten der Silberverbindungen gegebenen Trennungsmethoden bearbeitet wurden.

Das Vorkommen des Guanins in der Retina und solcher Massen desselben bei Abramis, dass ein einziges Auge dieses Fisches hinreicht, um daraus sämmtliche charakteristischen Guaninverbin-

---

[1]) Ber. d. deutschen Chem. Gesellschaft. 7. Jahrg. S. 1714.

dungen zu gewinnen und alle Reactionen mit der gereinigten Substanz anzustellen, scheint uns trotz des verbreiteten Vorkommens des Guanins bei den Fischen eine beachtenswerthe Thatsache zu bleiben. Dem Verdachte einer Verunreinigung der Retina durch die bekannten Krystalle der Argentea im Augengrunde und an der Iris wurde schon begegnet, und wir fürchten denselben auch bei solchen Lesern nicht, welchen das Object nicht selbst zur Hand ist, da die Abwesenheit merklicher Mengen Asche [1]) das retinale und nur amorphe Guanin auch von der kleinsten Menge des immer krystallinischen Guaninkalks der übrigen Theile des Auges unterscheiden lehrt. Ausserdem sind wir darüber durch eingehende Untersuchung der Retina des Karpfens, hinter der es eine reichlich so entwickelte Argentea wie bei Abramis giebt, beruhigt, nachdem dieselbe die Abwesenheit des Guanins ergeben hatte, das wir in kleinen durchsichtigen Körnchen des Epithels, als Verbindung vorkommend, vermuthet hatten.

Seit *Barreswil* [2]) das Guanin in der aus Fischschuppen (von Alburnus lucidus) bereiteten Perlenessenz aufgefunden und *K. Voit* [3]) erwiesen hat, dass die Krystalle derselben nur aus Guaninkalk bestehen, werden ähnliche silberglänzende oder irisirende Krystalle jeden Fundortes bei den Fischen für dieselbe Verbindung genommen. Wir wollen dieser eingebürgerten Annahme nicht entgegentreten, müssen aber bemerken, dass die Untersuchung im einzelnen Falle nicht überflüssig ist. Die Argentea des Auges der Knochenfische haben wir in jedem darauf untersuchten Falle wesentlich aus Guaninkalk bestehend gefunden, und es war der Nachweis

---

[1]) Hierzu mag bemerkt werden, dass die weissen Körnchen des Retinaepithels auch keine Guaninalkaliverbindung sein können, weil diese davon durch den von der kleinsten Menge nach dem Verbrennen hinterbleibenden, sehr merklichen Aschenrest unterschieden sind.

[2]) Compt. rend. 1861. T. 53. S. 246.

[3]) Vergl. *v. Siebold*, Die Süsswasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. S. 158. — u. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. XV. S. 515.

wegen der Masse der Krystalle immer einfach. Bei Abramis bildet die Membran z. B. eine so dicke Kruste, dass das Schneiden der gehärteten Augen sehr lästig wird, da kein Messer diesen steinharten Einlagerungen gewachsen ist. Man braucht auch nur das Auge eines alten gesalzenen Härings zu zerreissen, um an Stelle der macerirten Iris mächtige Krystallisationen von Guaninverbindungen zu finden, genug zur Anstellung sämmtlicher chemischen Proben. Dagegen wollte es uns zunächst nicht gelingen *delle Chiaje*'s sog. Ophthalmolithen des chorioïdalen Tapetums der Knorpelfische als guaninhaltig zu erweisen. Die Augen, welche uns anfänglich dazu zur Verfügung standen, hatten viele Jahre in *Müller*'scher Flüssigkeit gelegen, was die Untersuchung wegen der nach allem Auswaschen immer wieder zum Vorschein kommenden Chromverbindungen, in deren Gegenwart keine der farbigen Reactionen des Guanins deutlich ausfällt, so belästigte, dass wir selbst mit den colossalen Augen von Scymnus Lychia, deren Tapetum einem Blechpanzer glich, zu keinem entscheidenden Resultate kamen; wir erhielten dann einige nur in Alkohol conservirte kleinere Augen von Scymnus und von Acanthias vulgaris mit sehr deutlichem Tapetum und waren damit nicht glücklicher. Ein ebenfalls in Spiritus bewahrtes Auge von Acipenser ruthenus gab ein zweifelhaftes Resultat, insofern der Verdauungsrückstand der zuvor gekochten Chorioïdea in HNO_3 gelöst beim Verdampfen wohl einen gelben Fleck hinterliess, der auch mit Alkali rothorange wurde, bei weiterem Erhitzen jedoch die Purpurfarbe vermissen liess. Schon in der Meinung, dass die Knorpelfische, welche der silberglänzenden Einlagerungen in der äusseren Bedeckung und wie es scheint auch in den Fascien ganz entbehren, keine guaninhaltige Gewebe im Auge hätten, liessen wir, um der Unsicherheit ein Ende zu machen, einige nach unsern Angaben direct conservirte Augen von der Zoologischen Station aus Neapel kommen und an diesen gelang der Nachweis, dass die

delle Chiaje'schen Krystalle doch aus Guaninkalk bestehen, vollkommen. Aus 6 in 2 pCt. NaCl und Thymol conservirten Augen (je 2 von Acanthias, von Mustelus und von Scyllium) entnahmen wir nur die Chorioïdea, kochten diese mit Wasser, verdauten sie mit dialysirtem Trypsin und sammelten den nur aus Fuscin und den schönen, immer noch mit blossem Auge in Gestalt von Silberflittern kenntlichen Krystallbündeln bestehenden Rückstand auf dem Filter. Nach gründlichem Auswaschen wurde das Filter mit siedender halbverdünnter HCl übergossen, und das Filtrat mit NH_3 neutralisirt, wobei in der nur schwach gelblich gefärbten Lösung sogleich ein tiefbrauner flockiger Niederschlag entstand. Dieser unmittelbar nach dem Entstehen von der Flüssigkeit getrennt, gab keine Guaninreaction, sondern Schmutzfarben die Spuren zugesetzten Guanins sogar verdeckten. Als aber die Lösung 24 Stunden gestanden hatte, war sie ganz von krystallisirtem, kaum gelblich gefärbtem Guanin erfüllt, mit dem sich alle charakteristischen Verbindungen und Reactionen herstellen liessen. Ein Theil der mit dem Fuscin vom Filter genommenen ursprünglichen Krystalle gab mit HSO_3 Krystallisationen von Gyps, die noch reiner und charakteristischer an einem auf dem Objectträger zuvor geglühten Präparate ausfielen. Eine andere kleine Menge hinterliess nach dem Glühen auf Platinblech ziemlich viel nicht schmelzende Asche, welche in verdünnter Essigsäure gelöst starken Niederschlag mit Ammoniumoxalat und darauf keine Trübung mit NH_3 und Natriumphosphat gab, auch kein Eisen enthielt. Dieselben Resultate erhielten wir mit 2 frisch in Alkohol gebrachten Augen von Mustelus und von Scyllium. Die sog. Ophthalmolithen bestehen also aus Guaninkalk.

Was es an Guanin auf der Welt giebt, stammt im Wesentlichen gewiss von den Fischen her, da dieser Körper sonst nur in den Excrementen einiger Wirbellosen (der Kreuzspinne), in den Flügeldecken von Schmetterlingen, in Spuren im mensch-

lichen Körper (in der Leber und im Pankreas) oder in den seltenen Fällen von Guaningicht der Schweine auftritt, während mit dem Silberglanze der Fische nur der Guano, der selber in verständlicherer Beziehung zu den Fischen als zu den Vögeln steht, concurriren könnte. Man hat beim Guano wohl an eine nachträgliche Entstehung des Guanins während der langdauernden Zersetzung der Vogelexcremente gedacht, oder dem Stoffwechsel der guanoliefernden Vögel die Guaninbildung zugetraut. Indess fand *Hærter*[1]) das Guanin auch in den Excrementen eines mit Fleisch und Fischen gefütterten Fischreihers und da er es in denen anderer Vögel nicht fand, wird man schon sehr geneigt, das Guanin nicht für einen Bestandtheil des Vogelharns, sondern der Nahrungsreste zu halten, welche zum Kothe gehören. Es ist also wohl nicht eher Anlass, an die Entstehung grösserer Guaninmengen durch den Stoffwechsel der Vögel zu glauben, als bis nachgewiesen worden, dass die Guaninlieferanten unter ihnen durch Aufgeben der Fischkost in ihrem Geschäfte nicht gestört werden, oder bis nicht die Excremente, sondern der Harn guaninhaltig gefunden würden.

Da der N-reiche, viel Harnsäure und Guanin enthaltende Guano der regenlosen Zonen erschöpft zu sein scheint und derjenige des heutigen Handels keine oder sehr geringe Ausbeute an Guanin gewährt, ist es zeitgemäss, an die nahe Quelle zu erinnern, aus welcher das Guanin immer mit Vortheil darzustellen ist. Wir haben keine der silberglänzenden Membranen und Schuppentaschen der uns zugänglichen Flussfische vergeblich darauf untersucht und fanden es sehr bequem, das Material, dessen wir bedurften, den kleinen Weissfischen zu entnehmen, welche auch zur Darstellung der Perlenessenz verwendet werden. Man taucht die Fische erst einige Angenblicke in kochendes

[1]) Med. chem. Unters. herausg. v. *Hoppe-Seyler*. S. 584.

Wasser, um mit den Schuppen das ganze darunter befindliche glänzende Bindegewebe leicht abstreifen zu können, kocht den Schuppenbrei noch einmal auf und digerirt mit alkalischer Trypsinlösung. Nach vollendeter Verdauung wird die Masse zur Entfernung der Schuppen durch Siebe oder Tüll gegossen, der silberglänzende Brei auf einem Filter gesammelt, mit Alkohol ausgekocht, mit Aether gewaschen, zuletzt mit Wasser gekocht. Was jetzt zurückbleibt, dürfte ziemlich dasselbe sein, wie die Perlenessenz. Um daraus reines Guanin zu bekommen, brauchten wir die Masse nur in mässig concentrirter Salzsäure zu lösen, nach dem Abfiltriren von Epidermisresten und etwas Pigment, mit NH_3 in Ueberschusse zu versetzen, die kalkhaltige Fällung in möglichst wenig heisser Natronlauge zu lösen und nach abermaligem Filtriren mit Essigsäure anzusäuren. Von Alburnus lucidus erhielten wir das Guanin auf diese Weise aschefrei und farblos, von andern Fischen mit grauer Färbung.

Soweit das Verfahren anfänglich die Isolirung der genuinen Krystalle befolgt, schliesst sich dasselbe den natürlichen Vorgängen der Verdauung bei den Fische fressenden Vögeln an; es ist nur einfacher, indem es die saure Pepsinverdauung umgeht, welche keine Vortheile zur Lösung des leimgebenden Gewebes mehr bietet, wenn das Object vor der Trypsinverdauung einmal mit siedendem Wasser behandelt worden. Wir haben uns aber überzeugt, dass die physiologische Maceration auch in diesem Punkte dasselbe leistet, indem wir den rohen Schuppenbrei vorerst mit Pepsin und Chlorwasserstoff von 0,5 pCt., wodurch die Guaninkalkkrystalle bei 40—45° C. nicht zerlegt wurden, digerirten[1]).

[1]) Die Voraussetzung, dass die Excremente Fische fressender Vögel immer Guanin enthalten müssten, fand ich bei der Ente nicht bestätigt. Nachdem die Entleerungen einer mit Fleisch und gewöhnlichen Küchenabfällen gefütterten Ente frei von Guanin gefunden waren, zeigten sich beim

Vertheilung des Guanins in den Epithelzellen.

Soweit sich die Anwesenheit des Guanins in den Zellen nach der Untersuchung im auffallenden Lichte, ohne welches die etwas dichteren Lagen und Klumpen ihrer Undurchsichtigkeit wegen kaum von den Fuscinkörnchen zu unterscheiden sind, feststellen liess, kommt dasselbe in grosser Menge in den Basen und in dem Theile der Fortsätze vor, welche zwischen der äusseren Hälfte der Stäbcheninnenglieder und den Spitzen der vordersten Reihe der einfachen Zapfen liegen. Die Schnüre der Epithelquasten sind hier durch das Guanin stark verdickt, zu keulenförmigen Troddeln aufgetrieben, doch finden sich an den vorderen Enden dieser oft wieder feinere Anhänge mit Reihen einzelner Guaninkörnchen, die mitunter, obschon selten, bis zur Membrana limit. ext. reichen. Andere derartige letzte Fortsätze sind stellenweise von stärkeren Ansammlungen der Körnchen erfüllt, nach Art von Perlschnüren. Die beiden Zonen reichster Füllung hängen vorwiegend durch Fäden von einer der der Stäbchen fast gleichkommenden Dicke zusammen, in welchen mehrere Reihen der Körnchen Platz finden. In den Kuppen der Zellen endlich ist die Vertheilung am spärlichsten und abgesehen von einzelnen grösseren Concrementen eine gleichmässige, höchst fein-

---

Uebergange zur Fischkost allerdings kleine Mengen Guanin in den Entleerungen, aber es ergab sich, dass diese von Fischschuppen stammten, welche durch Mangel an Vorsicht bei der Fütterung mit in den Käfig des Thieres gelangt sein mussten. Später, vier bis fünf Tage reichlich mit Fischen gefütterte Enten lieferten einen Koth, in welchem zwar viele Reste durchsichtiger, z. Th. macerirter Schuppen kenntlich waren, in denen es aber nicht gelang, auch nur Spuren von Guanin neben der Harnsäure aufzuweisen. Da Raubvögel unverdaute Reste, z. B. Federn und Haare zu erbrechen pflegen, wäre es wohl denkbar, dass die Guano liefernden Vögel zur selben Zeit und an den Orten, wo sie die Excremente ablagern, auch Schuppen ausbrechen, wenn sie jene Plätze nicht zugleich etwa zum Ausruhen beim Fressen benutzen, wobei manche Vögel wenigstens reichliche Reste von Fischschuppen liegen lassen, wie man dies an Futterplätzen der Seemöven findet. *W. K.*

körnige. Fäden oder Theile der Zellen ohne alle Guanineinlagerung haben wir auch an OsO_4-Präparaten oder an Objecten, die in *Müller*'scher Flüssigkeit macerirt worden, nicht entdecken können. Es wäre sehr wünschenswerth eine Methode zur Entfernung des Fuscins zu besitzen, um über diese Verhältnisse vollkommene Klarheit zu gewinnen. Einlegen der Schnitte in Alkohol gehärteter Augen in Chlorwasser oder in Alkohol unter Zusatz von etwas chlorsaurem Kali und einigen Tropfen HCl[1]) lieferte zwar hinsichtlich der Structur sehr wohl erhaltene, durch kein Fuscin mehr gefärbte Präparate, aber es war an ihnen auch das Guanin zerstört, entweder ganz verschwunden, oder in eine gelbe grobkörnige Masse, stellenweise auch in grosse, den Zelldurchmesser weit übertreffende Krystallisationen umgewandelt. Bessere Aufschlüsse gab daher das umgekehrte Verfahren, in gut durchmusterten und gezeichneten Präparaten, das Fuscin stehen zu lassen und das Guanin durch nicht zu concentrirte Kalilauge aufzulösen. Dabei bildeten sich freilich oft Krystallisationen der Alkaliverbindung, welche verdeckten, was wir zu sehen wünschten, dies jedoch meist erst später und nicht in dem Maasse, dass wir nicht hätten sehen können, wie an Stelle der vorher für Guanin gehaltenen Einlagerungen durchsichtige Parthien auftraten. Das Fuscin konnte hier nicht stören, weil es in dem tapetirten Theile der Abramisretina an sich ziemlich hell ist und nicht in hinreichenden Massen vorkommt, um für sich allein irgendwo vollkommene Undurchsichtigkeit zu veranlassen.

Das Fuscin.

Wie schon bemerkt zeigt das Fuscin Differenzen der Gestalt und Färbung in den beiden durch Guaningehalt unterschiedenen Theilen der Abramisretina. Ist die Grenze dieser für das unbewaffnete Auge auch ziemlich scharf, so erscheint dieselbe an mikroskopischen Schnitten doch recht diffus, indem die Zellen

[1]) Vergl. *Paul Maier*, Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. II. Heft 1.

nur allmählich guaninärmer und in den Basen und Bärten fuscinreicher werden. Wo das letztere zu constatiren ist, wird das Fuscin auch in dünnen Schichten und an Stellen geringerer Anhäufung schwärzer, während seine Theilchen länglicher und undeutlich krystallinisch erscheinen. Da das Fuscin nach den Angaben von *Frisch* [1]) unter dem Einflusse cadaveröser Processe Veränderungen erleiden soll, bei welchen die Krystalle ihre scharfen Kanten wie durch Einschmelzen verlieren, haben wir nicht unterlassen, vollkommen frische Augen oft auf diesen Umstand zu untersuchen, aber immer nur den genannten Befund erhalten. Ohne der Vermuthung *Frisch*'s durchaus entgegentreten zu wollen, müssen wir an die Beobachtung des Einen von uns erinnern, nach welcher unmittelbar nach dem Tode in Eis conservirte menschliche Augen schon vielfach amorphes Fuscin im Retinaepithel darboten, während andrerseits wochenlang in den feucht bewahrten, allerdings vor Fäulniss verschonten Zellen erhaltenes Fuscin der Vogelnetzhaut sogar bleichen konnte, ohne die scharfe Nadelform einzubüssen. Für den gegenwärtigen Zweck haben wir uns endlich überzeugt, dass die Formen des am deutlichsten krystallinischen Fuscins der Vogel- und Eidechsennetzhaut während mehrtägiger Fäulniss beständig blieben.

Das retinale Fuscin der Fische zeichnet sich bekanntlich durch hellbraune, selbst röthliche Färbung, nach *R. Wagner* [2]) zuweilen sogar durch purpurne Nuancen aus. Das Fuscin von Abramis ist weniger rothbraun als das des Karpfen z. B., nicht so tiefbraun wie das des Aals; es ist von mittlerer Tiefe. Von den bis heute genauer untersuchten Fuscinen unterscheidet es sich durch grössere Löslichkeit, was wir bemerken mussten, als wir es vom Guanin zu trennen suchten. Eine grössere Anzahl epithelführender Netzhäute war in Galle gelöst, mit Trypsin verdaut,

---

[1]) Wiener Akad. Ber. LVIII. Abth. 2. 1868.

[2]) *R. Wagner*, Lehrbuch der Zootomie. 1843. S. 250.

nach einmaligem Aufkochen filtrirt worden, so dass das Guanin mit dem Fuscin zurückblieb. Um das erstere zu entfernen, erhitzten wir die Mischung mit HCl von 5 pCt., wodurch eine klare, stark gelbliche Guaninlösung erhalten wurde, aus welcher der gelöste, wahrscheinlich aus dem Fuscin stammende Farbstoff immer wieder mit dem Guanin ausfiel. Diese leichte Zersetzlichkeit oder Löslichkeit des Fuscins dürfte auch der Grund der Schwierigkeit sein, das retinale Guanin ganz farblos zu gewinnen. Durch die HCl wurde das Fuscin indess nur langsam verändert, da sich ein grosser Theil noch auf dem Filter fand. Wir wuschen denselben mit heissem Wasser bis zum farblosen Ablaufen aus, darauf erst mit Sodalösung, dann mit NH_3 in der Kälte, weiter mit heisser Soda, endlich erst mit kalter, zuletzt mit heisser Kalilauge von 1 pCt. Der Reihe nach führten diese Mittel immer mehr Fuscin ins Filtrat, besonders die heisse Kalilauge, so dass die Lösung schliesslich, obwohl klar und frei von suspendirten Theilchen, tiefbraun ablief. Ansäuern fällte daraus den Farbstoff in braunen Flocken, die nach dem Auswaschen und Trocknen einen starken dunkelbraunen Ueberzug auf dem Papier bildeten. Streifen dieses Papiers stellenweise mit undurchsichtigen Bedeckungen versehen und 4 Tage dem sehr mangelhaften Lichte, das in jenen Maitagen herrschte, unter freiem Himmel ausgesetzt, wurden so deutlich gebleicht, dass die unbelichteten Stellen als tiefbraune, scharf begrenzte Bänder auf nussbraunem Grunde erschienen. Hiernach ist das Fuscin von Abramis lichtempfindlicher als das nach *K. Mays*[1]) am leichtesten bleichende des Eulenauges.

Veränderungen der Fischretina durch Licht.

Abgesehen von allen an der Farbe der Stäbchen auftretenden Veränderungen, unterliegt die Abramisretina in situ unter dem

[1]) Vergl. die Unters. Bd. II. 3. S. 324.

Einflusse von Licht und Dunkelheit einem ausserordentlichen Wechsel des Aussehens. Das unter allen Umständen den Zutritt einfallenden Lichtes zur Chorioïdea hindernde Retinaltapetum bildet hier als kreidige, weder irisirende noch glänzende Schicht einen vorzüglichen Hintergrund für die directe Sichtbarkeit eines grossen Theiles der vom Lichte abhängigen Vorgänge. Hebt man ausserdem die Retina ab, so fallen neue werthvolle Differenzen auf. Die Reihe der Erscheinungen ist kurz folgende: im eröffneten Auge des bis zum Tode im Dunkeln gehaltenen Bleys ist die tapetirte Retina, von welcher hier zunächst zu handeln ist, tief violett, nach dem Fortbleichen des Purpurs gleichmässig blass strohgelb, während sie bei einem lange im Hellen gehaltenen oder halbstündig besonnten Fische hellbraun bis blass chocoladefarben gefunden wird. Das Aussehen des Epithelgrundes nach dem Wegziehen der Retina wurde für das Dunkelauge bereits beschrieben; im Hellauge ist es nicht allein abhängig von der Vertheilung des Fuscins und des Guanins, sondern, da die Epithelzellen reissen, auch abhängig davon, wo der Riss geschieht. Die hintere Fläche der Retina ist z. B. nach sehr gründlicher Belichtung meist von einem mehr gelblichen als bräunlichen Breie überzogen, die andere Fläche an der Chorioïdea von einem etwas dunkleren Belege, während beide Flächen nach geringerer Lichtwirkung tief chocoladebraun und nur mit einzelnen helleren, wie milchigen Stellen versehen, erscheinen.

Mikroskopische Durchschnitte der unmittelbar und nach dem Anschneiden hinter der Iris in Alkohol gelegten Augen geben Aufschluss über die den Farbenwechsel bedingenden Vorgänge. Wir haben zum Vergleiche manche Augen erst in *Müller*'scher Lösung, darauf in Alkohol gehärtet, auch das Anschneiden für besondere Zwecke vermieden, ferner die Härtung in OsO_4 versucht, aber ohne besondere Vortheile damit zu erreichen, so dass wir bei der bequemen Alkoholmethode bleiben durften, deren

Anwendung für das Froschauge wenigstens und wenn man dasselbe nicht sehr allmählig uneröffnet härtet, nach früheren Erfahrungen grossen Bedenken unterliegt. Dass das gewählte Härtungsmittel zum Studium aller Retinaschichten das geeignetste sei, wollen wir natürlich nicht behaupten, aber es kam uns so wesentlich auf das Verhalten der Stäbchen-Zapfen- und Epithelschicht an, dass wir den vorderen Schichten nur gelegentlich Aufmerksamkeit widmeten, nachdem wir besonders bemerkenswerthe Veränderungen, die z. Zt. tieferes Eingehen auf die feinere Structur erheischt hätten, daran nicht hatten wahrnehmen können. Um die Methode jedoch nicht für ungünstiger halten zu lassen, als sie ist, dürfen wir uns auf die schon vielfach damit erworbenen Resultate anderer Forscher und auf die Abbildung Taf. III, Fig. 1 berufen, nach welcher der von uns noch nirgend beschrieben gefundene Bau der Abramisretina zunächst kurz erörtert werden mag.

Bau der Netzhaut von Abramis Brama.
(vergl. Taf. III, Fig. 1.)

Die vorderste Lage ist in der Figur nicht dargestellt: sie besteht aus einer Hyaloïdea, welche ausschliesslich die Blutgefässe von meist radiärem Verlaufe mit weitmaschigen Kapillarnetzen führt. Dieselben pflegten mit dem Glaskörper abzufallen, wenn wir das Auge in Parafin niedersten Schmelzpunktes (35^0 C.) einbetteten.

Die dargestellten Schichten entsprechen dem Aussehen der unter Alkohol gefertigten, in mässig concentrirtem Glycerin, das sich auch für unsere besonderen Zwecke am vortheilhaftesten erwies, bewahrten und aufgeklärten Schnitte. Manche Einzelheiten, z. B. die kleineren Kerne an dem vorwiegend radiären Netzwerke in der vorderen Körnerschicht, in einigen Fällen auch die Ganglien wurden deutlicher an mit Bismarckbraun, Eosin oder Hämatoxylin gefärbten Schnitten, sowie nach dem Einlegen in

Nelkenöl und Canadabalsam, waren jedoch in den Glycerinpräparaten kenntlich genug, nachdem wir uns mittelst der gefärbten Objecte orientirt hatten.

Ein Blick auf die Figur lehrt die Uebereinstimmung des Wesentlichen im Baue dieser Netzhaut mit der classischen Schilderung der Fischretina von *H. Müller*. Es braucht darum nur Folgendes hervorgehoben zu werden. Eine M. limitans int. fehlte unsern Präparaten, indem nur an einigen Stellen die Stempel der *Müller*'schen Radialfasern zu einer Art Membran oder Platte zusammentraten. In der Opticusfaserschicht, deren Dicke dem bekannten Wechsel unterliegt, laufen die Nervenfibrillen oft fast radiär zur granulirten Schicht strebend. Zwischen dieser letzteren und der Faserschicht enthält die Abramisretina bis weit an die Peripherie, vollkommen ausgeprägt auch im unteren schwarzen Theile eine Lage Ganglienzellen; doch liegen manche dieser Zellen vereinzelt recht weit nach hinten in der granulirten Schicht. Durch letztere sieht man die Radialfasern treten, und wie deren Fortsetzung erscheinen die starken, glänzenden radiären Züge, welche untereinander durch Bögen und Streben verbunden und mit sehr kleinen länglichen Kernen besetzt, das Gerüst in der vorderen Körnerschicht bilden. In dieser Körnerschicht sind die beiden Lagen der von *H. Müller* beschriebenen Zellen kenntlich, die einen kleineren, trüben, mit kugligen Kernen zur Seite der granulirten Schicht, die andern sehr grossen, mit länglichen, mehr flachen Kernen in doppelter bis dreifacher Lage zwischen den Bögen aufgereiht und angeheftet an die Seite der Zwischenkörnerschicht. Zwischen den Zellenlagen breitet sich das merkwürdige, von *H. Müller* gefundene, von *M. Schultze* auch erwähnte fasciculäre Gewebe durcheinander verschlungener Fibrillenbündel aus, welche der Fischretina eigenthümlich sein dürften, obwohl sie nicht allen Fischen (dem Aal z. B. nicht) zukommen. Das Gewebe, dessen bildliche Darstellung uns namentlich da, wo

die Bündel sich im Querschnitte präsentiren, nur unvollkommen gelang, sieht aus wie fibrilläres Bindegewebe und wäre gerade deshalb genauerer Erforschung, von welcher wir zunächst absehen mussten, würdig.

Die Zwischenkörnerschicht ist bei Abramis wie bei allen Fischen auf eine in Durchschnitten sich als feine, rauhe Linie präsentirende Schicht (a) reducirt. Auf sie folgt die Lage der Stäbchen- und Zapfenkerne, welche in radiärer Richtung meist in 6 Exemplaren hintereinander liegen. Wir sahen dieselben nach der angegebenen Behandlung ebenso oft länglich wie mehr kuglig, eine Differenz, deren Bedingungen verfolgt zu werden verdienen. Die M. limitans ext. grenzt die sog. äussere Körnerschicht scharf gegen die der Stäbchen und Zapfen ab.

Um die Stäbchen-Zapfenschicht kennen zu lernen, kann man nur vollkommen vom Epithel getrennte Dunkelretinae nach Zerfaserung oder Maceration in den gebräuchlichen Mitteln, oder durch Kalilauge oder Chlorwasser aufgeklärte Schnitte benutzen, da das Guaninepithel an Schnitten, die nicht äusserst dünn sind und darum lückenhaft zu sein pflegen, alle Einsicht hindert. Wir haben die Abramisretina ganz mit einem dichten Aehrenfelde sehr langer schmaler Stäbchen besetzt gefunden, aber zugleich mit einem so gleichmässig vertheilten Besatze enggedrängter Zapfen versehen, dass man schwer begreift, wie die starken birnförmigen Innenglieder der ersten vorderen Etage einfacher Zapfen und die fast ebenso dichte zweite äussere Etage der Doppelzapfen den Platz übrig lassen für die Innenglieder so vieler Stäbchen. Die Grössen- und Lagenverhältnisse dieser Elemente sind in der hinsichtlich dieser Schicht halbschematisch gehaltenen Figur so angegeben, wie man dieselben an den auffasernden Rändern der Schnitte bemerkt, wobei man namentlich erkennt, dass die Grenze der Innen- und Aussenglieder der Stäbchen die Spitzen der vorderen Zapfenreihe überragt. Hinzuzufügen ist, was die

Figur nicht darstellen konnte, und was nur in der angegebenen Weise von den Pigmenten befreite Schnitte zu lehren vermochten, dass nur die Stäbchen, dagegen von den Zapfen selbst die am weitesten nach hinten ragenden Aussenglieder der Doppelzapfen nicht, in die Basen der Epithelien hineinreichen. Diese Basen besitzen jedoch bis zu dem durch die *Kuhnt*'schen Ränder ihrer Hüte bezeichneten Beginn der Kuppen noch eine beträchtliche Ausdehnung, in welcher sie als massiv, d. h. nicht mehr von Canälen für die Stäbchen durchbohrt zu betrachten sind.

Da die vorliegenden Untersuchungen vorzugsweise das Centrum der Retina berücksichtigten, haben wir in Fig. 1 das Bild eines Schnittes dieser Gegend darzustellen versucht, doch wurde auch die Peripherie der Retina berücksichtigt und der untere schwarze Theil des Gegensatzes und der leichten Erkennbarkeit halber genauer untersucht. Wie das Tapetum ungemein weit nach vorn reicht, scheint auch nur ein der Iris sehr naher Antheil der tapetirten Netzhaut den Charakter einer ora serrata anzunehmen, denn wesentliche Differenzen fanden wir in den Randtheilen unserer möglichst durch den grössten Theil des Augengrundes gelegten Schnitte nicht, besonders nicht hinsichtlich des radiären Durchmessers des gesammten Sehepithels. Welche bedeutenden Verschiedenheiten die schwarze, obwohl ebenfalls mit einer zweistöckigen Zapfenschicht und reichlich mit Stäbchen versehene Retina im unteren Theile des Auges bietet, lehrt Fig. 4; hier ist das ganze Sinnesepithel niedriger, während die Kuppen der Zellen etwas höher, auch meist schmäler werden; in dieser Gegend wird nach vorn zur Iris eine Reduction des Sinnesepithels bis auf die Hälfte der Höhe des abgebildeten gefunden.

Die Abschichtung im Retinaepithel.

In überaus eindringlicher Weise offenbaren sich in der Abramisretina die Wanderungen des Fuscins unter dem Einflusse des Lichtes. Je länger die Fische in der Dunkelheit gehalten werden,

um so mehr häuft sich das Fuscin in den Kuppen der Zellen an und erfüllt die letzteren bis unter den Hutdeckel in solchem Grade, dass kein anderer Inhaltsbestandtheil davon mehr unterschieden werden kann. Doch findet hier nicht alles Fuscin Platz, denn unter den Huträndern bildet sich noch eine stark pigmentirte Zone, von welcher auch einige pinselförmige braune Fortsätze in die Basen an die Wurzeln des Bartes, nach ungenügendem Dunkelaufenthalte selbst kurze Strecken bis in dessen Fäden hinein reichen. So lange das Guanin erhalten ist (vergl. Fig. 2 und 7) erkennt man dies nur bei auffallendem Lichte, in welchem das Dunkelbraun des Fuscins sehr gut gegen das Weiss des Guanins absticht, was namentlich bei schwacher Vergrösserung sehr elegante Bilder erzeugt. Nach Behandlung mit Natron (vergl. Fig. 6) verlieren die Bilder zwar an Schönheit, es bleibt ihnen aber das Charakteristische zum Vergleiche mit der belichteten, ebenfalls mit Natron aufgehellten Netzhaut (Fig. 5), weil man nun bloss das Fuscin in den Zellen wahrnimmt und da jetzt starke Vergrösserungen anwendbar sind, erkennt man auch in den Basen der Epithelzellen die kurzen streifigen Ansammlungen des Pigments. Ist der Schnitt möglichst im verticalen Meridian durch die ganze Retina gegangen, so findet man die Fuscinanhäufung in den Kuppen in dem Grade schwächer, als man zur schwarzen Retina gelangt, oder als das Guanin in den Zellen spärlicher wird, endlich (auch nach mehr als 24stündigem Dunkelaufenthalte des Fisches) in dem garnicht tapetirten, ganz guaninfreien Theile die Hüte der Epithelzellen vollkommen frei von dunklem Pigmente. Hier herrscht also ein wesentlicher und absoluter Unterschied.

Belichtung jeden nicht zu geringen Grades und jeder nicht allzu kurzen Dauer (auch Rothbelichtung) erzeugt, selbst lange bevor erhebliche Aenderungen am Sehpurpur zu constatiren sind, ein Vorrücken des Fuscins: die Kuppen beginnen sich unter dem Hutdeckel zu lichten, die Basen sich stärker und bis zur inten-

sivsten Färbung zu füllen und die braunen Fortsätze sich zu verlängern. Nach etwa 20 Minuten dauernder Besonnung sind die Kuppen nur noch mit staubförmig feinen Fuscinkörnchen, deren Gesammtmasse der Färbung nach sehr gering sein muss und die überhaupt nicht daraus zu vertreiben sind, gefüllt, während ein beträchtlicher Theil des Fuscins noch in den Basen lagert, ein anderer, vielleicht der grösste Theil in den guaninhaltigen Fortsätzen steckt und dieselben am meisten in einem den Aussengliedern der einfachen (vorderen) Zapfen entsprechenden Niveau erfüllt. Immer auf den vom Guanin vorgezeichneten Wegen gehen jetzt auch kleine Antheile an einzelne Stellen längs der Zapfeninnenglieder bis nahe an die M. limitans ext., welche von einigen Fuscinkörnchen selbst erreicht wird. Nicht zu dünne Schnitte solcher Netzhäute zeigen zwei ununterbrochene, breite braune Zonen oder Bänder, die durch starke braune Streifen in radiärer Richtung mit einander verbunden sind und gewähren dann fast das gleiche Bild, welches die Durchschnitte der schwarzen Retina unter allen Umständen zeigen. In dem letzteren nicht tapetirten Theile sind nämlich nicht nur die fuscinfreien Hüte des Epithels unveränderlich, sondern auch die in der angegebenen Weise mit Pigment gefüllten Basen und Fortsätze keinem von Licht und Dunkelheit abhängigen Wechsel unterworfen. Wir haben diesen Antheil der Retina gleichzeitig mit allen in dem tapetirten vorkommenden Veränderungen untersucht, ohne daran jemals die geringste Veränderung in der Vertheilung des Fuscins entdecken zu können: es blieb immer dasselbe zweibändrige Object, in welchem das eine dunkle Band den Basen der Epithelien, das andere den starken vorderen Anschwellungen der Bartfäden entsprach, und worin diese Bänder sich durch sehr dunkle Stränge der ebenfalls fuscinreichen Fäden verbunden zeigten. Das im g u a n i n f r e i e n Epithel des Bleys vorkommende Fuscin erfährt also die Abschichtung nicht.

Weniger durch intensive Besonnung, als durch längeren Aufenthalt im Tageslichte unter freiem Himmel wird das Fuscin im Retinatapetum noch weiter nach vorn gedrängt (vergl. die linke Seite von Fig. 1), indem die Basen es bis auf geringe Reste verlieren, um es den Fortsätzen abzugeben. Dabei schwellen die Bartwurzeln stärker an, ohne dass von dem Farbstoffe erheblich mehr in die vorderen Verdickungen der Fäden, oder zwischen die Zapfeninnenglieder zur M. limitans vorträte. Mit Kali des Guanins beraubte Präparate geben über diesen Zustand den besten Aufschluss (vergl. Fig. 5), indem sie die Netzhaut von einem einzigen stärkeren nach vorn gelegenen braunen Bande, das auf der hinteren Seite mit langen, auf der vorderen mit kurzen dunklen Fransen besetzt ist, durchzogen zeigen.

Soweit wir es festzustellen vermochten, bedarf es eines Dunkelaufenthaltes von etwa 30 Minuten, um das normale Bild der Dunkelretina wiederkehren zu sehen, wenn durch die Belichtung zuvor nur das erste zweibändrige Stadium erreicht worden, dagegen einer vollen Stunde Lichtentziehung, wenn das Fuscin so weit nach vorn getrieben war, als es zu gehen vermag und das einbändrige Stadium bestanden haben musste.

Die den durchwanderten Strecken nach gewiss als recht erheblich zu bezeichnende Bewegung des Fuscins ist in der Abramisretina um so auffallender, als sie durch die sehr verschiedenartigen Theile der ungewöhnlich langen Zellenleiber geschieht, sowohl durch die kernhaltigen Kuppen, wie durch die Basen und den Bart, und je mehr Hindernisse man der Bewegung durch das in so grossen Mengen angehäufte Guanin in den Weg gelegt sieht. Welche Mühe wir auch darauf verwendeten, es ist uns nicht möglich gewesen, irgendwelche Bewegung, sei es ein Zusammenballen, ein Auseinanderweichen, oder eine Verschiebung an dem Guanin unter dem Einflusse von Licht und Dunkelheit auch nur angedeutet zu finden. In den Kuppen der Zellen werden die

wenigen feinen Guaninkörnchen freilich erst gut nachweisbar nach Belichtung, wenn das Fuscin herausgetrieben ist und es könnte sein, dass beim Dunkelfische, durch das Fuscin verdeckt, etwas mehr oder weniger Guaninbrei darin steckte. Indess sprach das, was man durch Zerdrücken geeigneter Präparate unter Zuhülfenahme auffallenden Lichtes oder zwischen gekreuzten Nicols zu sehen bekam, hierfür durchaus nicht, und vor Allem nicht der Umstand, dass einzelne gröbere Guaninconcremente der Kuppen, die auch an guten Dunkelpräparaten niemals zu übersehen sind, an den Kuppen der verschiedenen Dunkel- und Hellaugen in nicht merklich veränderlicher Anzahl durchschimmerten. Alle andern Antheile der Zellen zeigten das Guanin zu deutlich, um den Einwand zuzulassen, dass das Object keine Entscheidung gestatte. Wir meinen daher annehmen zu dürfen, das Guanin verändere seine Lage im Epithel nicht erheblich, jedenfalls nicht unter dem Einflusse des Lichts.

Durch dieses Verhalten wird das Retinaltapetum zu einem wichtigen Entscheidungsmittel über die ganze Frage nach dem Wesen der Fuscinwanderung, wie des Abschichtungsprocesses überhaupt. Von Anfang an und bei allen späteren Angelegenheiten wieder ist von dem Einen von uns Gewicht darauf gelegt, dass man bislang nur die eine Thatsache der Abschichtung[1]) des Fuscins durch Belichtung mit Sicherheit constatiren könne, da in vielen Fällen fuscinfreie Fortsätze an den Epithelien der Dunkelretina zu erkennen seien[2]), die sich nur mit Fuscin zu füllen brauchten, um das Bild der belichteten zu geben. Der Nachweis, dass alle später mittels des Fuscins kenntlich werdenden Fortsätze im pigmentlosen Zustande vorher schon vorhanden gewesen, war indess niemals erbracht und stiess bis jetzt auf unüberwindliche Schwierigkeiten. In der Abramisretina haben wir nun ein

[1]) Vergl. dse. Unters. I. S. 420 und 421.

[2]) Vergl. Ibid. I. S. 422.

Object, an welchem sämmtliche Zellfortsätze unter allen Umständen leicht durch ihren kreidigen Inhalt zu erkennen sind und hier liefert das Folgende den Beweis, dass in der That nur diese vorgebildeten Strassen das Fuscin aufnehmen.

Wir haben uns zunächst eingewendet, dass das Guanin vielleicht nicht ausschliesslich in den Zellen stecken, sondern auch in einer Kittsubstanz zwischen den Bärten und Stäbchen oder in einer Zwischenflüssigkeit, wie in einem freien Sekrete enthalten sein könne. Dafür waren aber gar keine Anhaltspunkte zu gewinnen als höchstens die Thatsache, dass frisch zerfaserte oder zerdrückte Objecte zahlreiche freie Körnchen enthalten. Wollte man darin ein Argument finden, so würde mit demselben Rechte gesagt werden, dass auch nicht alles Fuscin intracellulär sei, was Niemand annimmt. Man könnte ferner mit *Hannover* die Epithelbärte für wirkliche Scheiden mit streifenförmigen Einlagen oder Falten halten, aber wir haben uns um so mehr der gegentheiligen Auffassung aller Histologen, die *Hannover*'s Meinung verwerfen, anschliessen müssen, weil wir in den langen Basen der Epithelzellen von Abramis ähnliche Scheiden wirklich kennen lernten und darnach am besten ermessen konnten, durch welche Bilder man diese von Quasten oder Bärten trennen lernt. Die Untersuchung frisch in OsO_4 erhärteter Netzhäute, sowie zerfaserter Objecte aus *Müller*'scher Lösung und mancher äusserst dünner, leicht zerbrechender Schnittstellen, die man gelegentlich ohne werkthätiges Verdienst erzielt, gewährte uns aber nur Ansichten welche für eine grade so ausschliessliche intraprotoplasmatische Existenz des Guanins sprachen, wie für die niemals beanstandete des Fuscins.

Uns selbst schien die freie Fuscinbewegung zwischen den Guaninkörnchen und Ballen so erstaunlich, dass wir nach anderen Auswegen suchten. Für die Basen der Zellen waren solche freilich nicht einmal zu vermuthen, aber in diesen Protoplasma-

cylindern von beträchtlichem Querschnitte schien die Sache überhaupt weniger auffallend, als in den schmalen von dichten weissen Körnchenreihen bereits eingenommenen Fäden und deren von Guanin strotzenden vorderen Anschwellungen. In den Zwischenräumen dieser hätte das Fuscin seinen Weg finden können mit Hülfe neugebildeter aus den Basen hervorspriessender Fortsätze, mit einem Worte, indem der Bart durch Nachwuchs dichter würde. Was wir in einer grossen Zahl sorgfältig geprüfter Präparate gesehen haben, entspricht aber einer solchen Annahme durchaus nicht, denn nach derselben hätten wir erwarten müssen, an belichteten Augen viele Fortsätze zu finden, die entweder nur oder sehr vorwiegend mit Fuscin, statt mit Guanin gefüllt gewesen wären. Dem ist nicht so: hinreichend dünne Schnitte aus belichteten Augen zeigen alle Fäden ziemlich gleichmässig mit beiden Einlagerungen versehen und die Regel, nach welcher grösseren Klumpen Guanin auch grössere Fuscinansammlungen entsprechen. Sehr bezeichnend und nach unserer Meinung am beweiskräftigsten ist ferner die fast in jedem Objecte zu constatirende Thatsache, dass in einem Faden erst ein starker Guaninklumpen liegt, wenn eine feine Reihe Fuscin von einigen Reihen Guaninkörnchen begleitet auftritt, schliesslich in den allervordersten Theilen der Schnüre, d. h. in denjenigen, welche nur hier und da bis zur M. limitans ext. reichend vorkommen, kurze Strecken nur von Fuscin gebildeter Streifen in der Fortsetzung schon sehr vereinzelt liegender Guaninklümpchen oder zwischen zwei solchen als verbindende Brücken gesehen werden. Wir können daher nicht mehr zweifeln, dass alle Fuscinstrassen an im Dunkeln gehaltenen Augen bereits vorgebildet sind und von den Pigmenttheilchen nur betreten werden unter dem Einflusse des Lichtes. Dass die Fäden und deren Verdickungen dabei stärker werden oder anschwellen, ist anzunehmen, in dieser Retina jedoch kaum zu beweisen.

Die Fuscinbewegung dürfte hiernach als innere Umwälzung

im Protoplasma und in dem Sinne in den Bartfäden für rhizopodenartig zu halten sein, als sie nicht an das Vorspriessen neuer Scheinfüsse gebunden ist, sondern der laufenden Körnchenbewegung in dem feinstrahligen Besatze vieler niederer Organismen vergleichbar wird, bei welcher Gestalt und Masse der Strahlen sich nicht ändern.

Unverkennbar erwächst aus dieser Feststellnng eine neue Schwierigkeit, wenn zugleich die Unbeweglichkeit des Guanins verstanden werden soll. Ist es zu glauben, das Protoplasma könne wohl Fuscin aber kein Guanin von der Stelle rücken? Wir kennen allerdings Aehnliches am Retinaepithel anderer Thiere, in welchem wohl Fuscin, aber weder Myeloïdkörner noch Fetttropfen, geschweige denn der Kern bewegt werden. Indess sind die Transportobjecte in diesem Falle in jeder Beziehung, besonders in der Grösse zu verschieden von Guaninkörnchen, um zum Vergleiche zu passen, und zu vorwiegend in den Kuppen vorhanden, deren Inhalt bei den betreffenden Thieren an der Bewegung kaum theilnimmt, beim Frosche höchstens in einer auf die nächste Mantelschicht unter dem Umfange des Hutes, wo das Fuscin unter Umständen emporsteigt, beschränkten Weise. Auffallend und hier zu berücksichtigen bleibt jedoch, dass ein Theil des Fuscins beim Frosche und manchen anderen Thieren überhaupt nicht in die Bärte getrieben wird und dass dies den amorphen Antheil betrifft, der nämlich in den Basen neben sehr wenig krystallinischem zurückbleibt, wenn das letztere massenhaft in die Fortsätze vorgeschoben ist.

Zwischen dem Guanin und dem Fuscin existiren in der Abramisretina Unterschiede der Form gerade im tapetirten Theile des Auges nicht: beide sind amorph. Die Annahme innerer amöboïder Umwälzungen muss also entweder die Anregung zur Bewegung nur von den belichteten Fuscintheilchen ausgehen lassen, was bei der Zersetzlichkeit des Körpers durch Licht nichts

gegen sich hat, und ferner voraussetzen, dass die erregte Bewegung nur in der allernächsten Umgebung des Körnchens möglich sei. Dies widerspricht scheinbar der allgemeinen inneren Verschiebbarkeit amöboïden Protoplasmas und der billigen Anforderung, dass benachbarte Protoplasmamassen doch wenigstens passiv in die Bewegung hineingezogen werden sollten. Wir sehen keinen anderen Weg, die Thatsache gleichwohl zu verstehen, als den, wonach das Protoplasma der retinalen Epithelzellen, wenigstens der guaninhaltigen, nicht in allen Theilen von gleicher Consistenz und von vornherein nicht durchweg von gleicher Beweglichkeit sei, wie dies bereits für manche Elementarorganismen angenommen worden ist und z. B. durch den Namen Paraplasma [1]) Ausdruck gefunden hat. Das Guanin könnte in dem Paraplasma stecken und dieses einen erstarrten minder verschiebbaren Antheil des Zellenleibes darstellen. Freilich müsste man sich dieses Paraplasma ungemein gleichmässig, namentlich in den Basen der Retinaepithelien durch und durch gerüstartig vertheilt denken, um zu verstehen, wie sich dort anscheinend ein Brei durch den andern, der braune durch den weissen, zu verschieben vermag. Die Schwierigkeiten solcher Annahmen werden vielleicht geringer gefunden, wenn man sich vergegenwärtigt, dass möglicher Weise alles contractile Protoplasma in innigster Weise durch einander geschobene feste und flüssige Massen repräsentirt, und dass die amöboïden Bewegungen in letzter Instanz auf raschen Ausscheidungen und Wiederlösung von paraplasmatischen Gerinnseln in Form von Fäden und Häutchen beruhen, die nach Analogie der Seifenmembran des *Gad*'schen Oeltropfens in der von *G. Quincke* erörterten Weise durch ihr Entstehen und Vergehen den leicht verschiebbaren flüssigen Antheil in die verschieden-

---

[1]) Vergl. *C. Kupfer*. Ueber die Differenzirung des Protoplasma an den Zellen thierischer Gewebe. Schriften d. Naturw. Vereins f. Schleswig-Holst. Heft III, S. 231.

artigsten Bewegungen zu bringen vermögen. Am Protoplasma von Aethalium septicum sind Membranen, die von innen her immer wieder gelöst werden, mit der grössten Leichtigkeit als derbe Objecte darzustellen und die chemischen Processe, welche dieselben einmal erzeugen und gleich darauf wieder vergehen lassen, könnten wohl die Ursache der ganzen Protoplasmabewegung sein, so dass der *Gad*'sche Tropfen viel mehr zu Recht, als die Meisten glauben, den Namen des amöboïden führte, den der Entdecker vielleicht vorahnend dafür wählte.

Sind nun solche Ausscheidungen oder Gerinnungen etwas dem Protoplasma eigenthümliches, so können dieselben auch bis zu einem gewissen Grade stationär werden, in welchem Falle vermuthlich alle jene Elementarorganismen mit träger und partieller innerer wie äusserer Beweglichkeit entstehen werden, von denen wir jetzt in Drüsenzellen aller Art so viele Beispiele kennen. Das Retinaepithel würde in Hinsicht auf seine inneren mit dem Auge verfolgbaren Bewegungen unter die Drüsenzellen treten, unter welchen es mit Rücksicht auf seine chemische Function der Regenerirung des Sehpurpurs bereits Aufnahme gefunden hat. Man braucht nur an *Heidenhain*'s[1]) Entdeckung des Schwindens der *Bernard*'schen Körnchen in den Drüsenzellen des Pankreas und an die Beobachtung der Verschiebung[2]) dieser Körnchen zu denken, um die volle Analogie jener secretorischen Erscheinungen mit denen lichtgereizter Retinaepithelien kenntlich zu machen.

Von derartigen Ueberlegungen geleitet haben wir nicht versäumt, die Retina noch mancher Fische auf die phototrope Epithelreaction zu untersuchen und wenn wir auch nur Anfänge dieser immerhin mühsamen Studien aufweisen können, so glauben wir doch nicht damit zurückhalten zu sollen, da wir die

---

[1]) *Pflüger*'s Arch. X. S. 537.

[2]) *Kühne u. Lea.* Verh. d. naturhist. med. Ver. z. Heidelberg N. F. I.

begründete Ueberzeugung gewannen, dass die Fischretina besonders berufen sein wird, die meisten hier berührten Fragen zu lösen. Um kein Missverständniss aufkommen zu lassen, mag erst bemerkt werden, dass wir in die Bezeichnung „phototrope Reaction“ durchaus nicht die Behauptung einschliessen, dieselbe sei eine ganz directe, denn wenn auch die locale Beschränkung des Processes auf die belichteten Retinatheile optographisch nachgewiesen ist [1]), und damit directe Wirkung des Lichtes auf die Epithelzellen sehr wahrscheinlich wurde, so bedarf es immer noch des Beweises, dass es sich nicht um ein Innervationsphänomen handelt, das von den lichtgereizten Stäbchen und Zapfen ausgehen könnte. Dagegen ist das Eine sicher, nämlich die photochemische Veränderlichkeit isolirten Fuscins und diese wäre wohl in dem Sinne heranzuziehen, als durch sie das nächstumgebende Protoplasma allein verflüssigt und zu amöboïder Bewegung geschickt werden könnte. Wollte man uns entgegenhalten, dass es überhaupt verfehlt sei, an para- und protoplasmatische Consistenzunterschiede in den im frischen Zustande mit Ausnahme des Hutes breiweichen Zellenleibern der Retinaepithelien zu denken, so müssen wir auf die weichen und dehnbaren Blutkörperchen, noch mehr auf deren Inhalt verweisen, an welchem *Brücke* zuerst in bahnbrechender Weise mit der Entdeckung des Oikoïds und Zooïds ähnliche Scheidungen vornahm, und vollends wieder auf die verschiedenartigsten Drüsenzellen weisen, in denen eben erst Untersuchungen, die wir gern als unsere Vorbilder bezeichnen, Aehnliches erwiesen. Seit Entdeckung des Wesens der Kerntheilung ist freilich die Zeit vorüber, wo man glaubte, alle wesentlichen Lebenseigenschaften der Zelle in dem einen Probleme der Protoplasmabewegung zusammenfassen zu können, aber es wäre voreilig, da, wo man einmal Bewegung evidentester Art, wie

---

[1]) Vergl. dse. Unters. Bd. I. S. 234.

in den Retinaepithelien, gesehen hat, den Versuch aufzugeben, dieselbe auf andere im gleichen Bestandtheile so vieler Elementarorganismen bekannte und vielfach sorgfältig untersuchte Bewegungen zurückzuführen, was ja geschehen kann, ohne dass man sich anderen, von dem Principe der amöboïden Bewegungen gänzlich absehenden Auffassungen zu verschliessen braucht.

Im Retinaltapetum dient der weisse, festlagernde Bestandtheil der Epithelzellen neben dem Fuscin als sicheres Mittel zur Erkennung der dem dunklen Pigmente vorgebildeten Wege und wir haben dasselbe mit gleichem Nutzen und völlig übereinstimmenden Resultaten bei den Eingangs erwähnten, durch dieselbe Einrichtung ausgezeichneten Fischen verwendet. Ob die weissen undurchsichtigen Körnchen überall aus Guanin bestehen, können wir z. Zt. noch nicht mit Sicherheit sagen. Weiterhin schien es von Interesse, nachzusehen, ob das Retinaepithel nicht tapetirter Fischaugen mit dem des nicht tapetirten Theiles von Abramis übereinstimme und ob die Eigenthümlichkeit des Rückganges der Fuscintheilchen im Dunkeln bis hoch in die Kuppen hinauf, welche das Fischauge vor dem vieler anderer Wirbelthiere auszeichnet, in nur dunkel pigmentirtem Epithel auch vorkomme. Ein über Erwarten günstiges Object fanden wir hierzu in der Retina des Aals, welche noch aus zwei anderen Gründen berücksichtigt wurde, nämlich 1) weil sie auf *Max Schultze*'s[1]) Autorität für zapfenfrei und nur stäbchenführend galt und 2) weil der Aal, wie alle Fische ohne Nebenkiemen, der sog. Chorioïdaldrüse entbehrt. Bezüglich des ersten Umstandes fanden wir an in OsO_4 oder in *Müller*'scher Flüssigkeit zerlegten Aalnetzhäuten sehr deutliche, an vielen Stellen dichtgedrängte, kurze Zapfen, von denen wir es noch dahin gestellt lassen, ob sie allen Theilen der Retina zukommen, und hinsichtlich des zweiten Punktes, dass das kleine

---

1) Arch. f. mikrosk. Anatomie III, S. 238.

Auge allerdings keine Chorioïdaldrüse birgt, aber im Gegensatze zu den damit versehenen Fischen eine Retina besitzt, welche in ganz ungewöhnlicher Weise reich an Blutgefässen ist. In allen durch den Eintritt des Sehnerven gefallenen Schnitten sahen wir im Opticus, hauptsächlich in der Papille, mächtige mit Blutkörperchen gefüllte Sinus und in allen Schichten der Retina zahlreiche, vielfach verzweigte Blutgefässe. Was uns daran am meisten überraschte und, wir wissen es, von Niemandem gern gehört wird, der sich nicht selber an die Untersuchung macht, ist das Vorkommen recht zahlreicher Capillaren in der äusseren Körnerschicht, die zum grossen Theile hart an der vorderen Seite der M. limitans ext. liegen[1]). Es ist hier nicht der Ort, auf das anscheinende Paradoxon des Vordringens blutführender Bindegewebselemente in das Sinnesepithel näher einzugehen.

Der erste Blick auf gute Zerzupfungspräparate sowohl, als auf Meridionalschnitte gehärteter Augen lehrt, dass das Fuscin beim Aal unter allen Umständen in sämmtlichen durch die Epithelzellen gedachten Querschnitten auftritt und dass nur quantitative Unterschiede die vom Lichtwechsel erregte Abschichtung bezeichnen. Allen bis jetzt bekannten Thatsachen entgegen reicht hier das Fuscin im Dunkelauge von den Kuppen bis ungefähr zum Niveau der Wurzeln der Stäbchenaussenglieder und in einzelnen Häufchen mit pigmentfreien Zwischenräumen angesammelt zwischen die Stäbcheninnenglieder, an manchen Stellen bis an die M. limitans ext.; es ist also in der äusseren Retinaschicht ähnlich orientirt, wie das Guanin beim Bley. Dieses, von dem Verhalten aller bis jetzt darauf untersuchten Thiere abweichende starke Vorragen des Pigmentes im ruhenden Auge, scheint bei denjenigen Knochenfischen, welche kein Retinaltapetum haben, die Regel zu sein, wenn es

1) Wir erfahren soeben durch Herrn Dr. *G. Denissenko* von einem gleichen Befunde bei jungen Karpfen. Vergl. Mitth. aus d. embryol. Inst. der Wiener Univ. Bd. II. Heft 1.

auch nicht überall so ausgeprägt ist, wie beim Aal. Zum Vergleiche geben wir ausser der Abbildung des Aalepithels (Fig. 9) die des Retinaepithels vom Karpfen (Fig. 8), dessen Fuscin nach Belichtung nicht ganz so weit vorschreitet. Man wird aus dem Holzschnitte besser ersehen, als wir es mit Worten zu beschreiben vermöchten, in wie charakteristischer Weise das Fuscin sich durch den Lichtwechsel neu- und umschichtet und dass gerade die auch in der Dunkelheit (Fig. 8 u. 9 *B B*) fast in allen Höhen der Zelle zu constatirende Anwesenheit

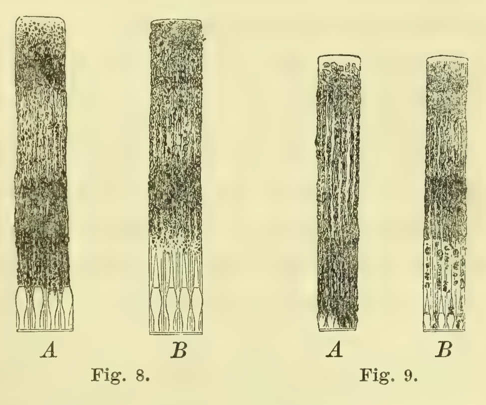


Fig. 8. Fig. 9.

des Pigmentes bei den Fischen allgemein den Dienst leistet, den wir in den tapetirten Augen vom Guanin zu rühmen hatten. Es kann bei den Fischen nicht bezweifelt werden, dass die Fortsätze des Epithels immer und so weit nach vorn vorhanden sind, als das Fuscin überhaupt vorzuschreiten vermag, und dass dasselbe, mit Ausnahme einer beim Aal sehr schmalen (an der Peripherie der Retina etwas breiteren) lichten äussersten Zone, in allen Theilen der Zelle umgelagert wird. Im Ganzen ist die Abschichtung durch Licht als Vorschieben grösserer Pigmentmassen zu bezeichnen, aber sie ist damit, wie die Abbildungen lehren keineswegs erschöpfend charakterisirt, da die Umlagerung in den massiven Kuppen und Basen noch manche merkwürdige Bänderung erzeugt, die auf höchst interessante Gesetzmässigkeiten der inneren protoplasmatischen Umwälzung deutet und die Hoffnung erregt, in der Abschichtungsweise des Fuscins vielleicht noch untrügliche Reactionen für die Farbe des zur Erregung verwendeten Lichtes zu entdecken. Den Abbildungen haben wir hinzuzufügen, dass dieselben nach nicht zu dünnen Schnitten

entworfen sind, wo die Schichtung nicht einmal so auffällig wird, als bei geringerem Durchmesser, und dass wir absichtlich so verfuhren, theils um leicht zu constatirende Bilder zu geben, theils um das Aussehen sicher in ihrer ganzen Dicke erhaltener Epithelzellen darzustellen. Die Stäbchen und Zapfen sind in dem Holzschnitte mehr schematisch ausgeführt.

Von anderen auf dieselben Vorgänge untersuchten Fischen heben wir Chondrostoma Nasus Lin. hervor, in dessen Epithelzellen, wenigstens an gehärteten Präparaten, der Kern ungemein deutlich durch starke Belagerung seiner ganzen Peripherie mit Fuscin hervortritt und wo ein Theil des Pigmentes im Anschlusse daran einen besonderen Bestandtheil des Zellenleibes, etwas wie ein Zooïd, einzunehmen scheint.

Haften des Retinaepithels an der Stäbchen-Zapfenschicht und an der Chorioïdea.

Umschneidet man den in das Abramisauge eintretenden N. opticus, so dass seine Verbindung mit der Retina vollkommen gelöst wird, was an diesem Auge nicht durch Ausstechen oder Abknipsen möglich ist, sondern eine kleine Präparation erfordert, so lässt sich die Retina des dunkel gehaltenen Fisches mit grösster Leichtigkeit im ganzen Umfange völlig frei von Epithel abziehen. Das rückständige Epithel als zusammenhängende Membran vollständig herauszubefördern gelingt zwar nicht, aber man erhält es doch mit Hülfe feiner Hakenpincetten in Gestalt kleiner Läppchen und bringt es, ohne besondere Gewalt anzuwenden, ziemlich vollständig heraus. Im Gegensatze hierzu schlüpft die Retina aus dem belichteten Auge ganz vom Epithel bedeckt hervor und zeigt dann an der Rückfläche die schon geschilderten, von mehr oder minder fuscinreichen Guaninmassen bedingten stark deckenden Farben. Das Epithel spaltet sich dabei stets vor den Kuppen und man bemerkt sogleich, dass diese an der Chorioïdea

viel fester haften, als das heile Epithel des Dunkelauges. Den Rest mit der Pincette hinauszubringen ist unmöglich und wenn man es mit einem Strahle Salzlösung versucht, was beim Dunkelauge sehr gut anschlägt, ist der Erfolg nicht viel besser. Härtet man den im Augengrunde nach dem Herausziehen der Retina zurückbleibenden Antheil, so erhält man Zellenstücke von erheblicher Länge, an denen meist nur ein kurzes Stück der Basen mit dem Barte abgerissen ist, während ein ziemlich langer Rest mit den Kuppen noch zusammenhängt. Das Haften des Epithelrestes an der Chorioïdea ist also kein nur scheinbares, etwa durch die Kleinheit oder durch gelockerten seitlichen Zusammenhang der Zellen, in Folge derer diese nicht mehr mit Instrumenten anzufassen wären, veranlasstes Phänomen.

Wir müssen Gewicht legen auf das allgemeine Vorkommen dieser schon bekannten, besonders am Froschauge eingehender untersuchten Differenzen und auf die doppelte Haftweise des Epithels, sowohl an seiner hinteren Fläche, wo es die Hüte sind, die an der Chorioïdea kleben, als an der vorderen Fläche, wo die vermuthlich hüllenlosen Fortsätze und ein Theil der Basen sich durch Belichtung inniger an die Zapfen und Stäbchen befestigen. Dieses Haften kann mehrere Ursachen haben und für beide Arten des Phänomens nicht die gleichen, insofern es denkbar ist, dass die Verklebung mit der Chorioïdea auf Resorption und Schwinden einer lymphatischen Flüssigkeit während des Sehens beruht, wogegen das Haften an den Stäbchen und Zapfen durch Entstehen eines klebrigen Materials, sei es eines Secretes oder, was vielleicht auf dasselbe hinauskommen würde, einer oberflächlichen Veränderung der im Dunkeln schlüpfrigen Substanz der Fortsätze in eine zähe klebende Masse, zu Stande kommen könnte. Wir heben diese Möglichkeiten an erster Stelle hervor, weil die Erfahrungen an der Abramisretina manche das Haften bei anderen Thieren begleitende Umstände, welche dort

zu andern Erklärungsversuchen Anlass gegeben haben, als unwesentlich erkennen lassen.

Es ist nämlich sehr auffallend, dass die Abramisretina zum Theil ganz unabhängig von der Anfüllung der Epithelbärte mit sichtbaren Einlagerungen, im Lichte an der Epithelschicht untrennbar verklebt und in der Dunkelheit sich lockert, was wir mit Hülfe des nicht tapetirten Theiles der Retina zu constatiren vermochten. Wir haben diese Gegend des Auges vielfach zuvor durch einen die Sklera mitnehmenden Schnitt getrennt und uns ausnahmslos überzeugt, dass die schwarze Retina für sich allein ebenso bald trennbar, bald haftend, also dieselben Differenzen vom Hell- zum Dunkelauge darbietend gefunden wird, wie die weisse. Da nun die Fuscineinlagerungen in dem schwarzen Theile unbeweglich sind, so kann der Füllungswechsel mit Pigment die Ursache der beiden Zustände nicht sein. Kann man auch für manche Netzhäute zugeben, dass ein heiles Ausziehen des Epithelrasens aus seinen Wurzellöchern durch wechselnde Dicke der Wurzeln und durch Besetzung derselben mit derartigen Knollen, wie sie von grösseren Fuscinmassen und ganz besonders von den Guaninklumpen wirklich dargestellt werden, erschwert werden muss, so lehrt doch jede dem Auge eines dunkel gehaltenen Bleys epithelfrei entnommene Netzhaut, dass alle diese Hindernisse, obwohl in diesem Auge besonders gesteigert, an sich leicht überwunden werden. Die geringe Zunahme, welche jene Verdickungen beim Belichten durch das hinzukommende Fuscin nur erfahren, wird daher kaum wesentlich zu der entstehenden Befestigung beitragen und um so weniger als Grund dafür gelten können, als die Fuscinfüllung der Epithelfortsätze in der schwarzen Retina jene unter allen Umständen übertrifft. Es scheint also nichts übrig zu bleiben, als die Annahme der Bildung eines Klebestoffs durch die Einwirkung des Lichts und wir sind sehr geneigt dieselbe auch für das Ankleben der Hüte an ihrem Hintergrund zuzu-

lassen, da es Gründe giebt, den Epithelzellen auch Secretion nach rückwärts zuzutrauen, seit regenerative Erfolge auf den Sehpurpur von deren Rückfläche bekannt sind.[1]) Hier auf die andere Hypothese des Schwindens einer lymphatischen Flüssigkeit zurückzugehen, scheint uns bedenklich, weil die Erfahrungen vom Curareödem an Fröschen nur Lockerung der Netzhaut vom Epithelbarte, weniger der Epithelkuppen von der Choroïdea, wo die stärkste Lymphanhäufung zu vermuthen wäre, kennen gelehrt haben und weil für die Zustände festester Verklebung (nach Rothbelichtung oder nach Einwirkung eines für den Sehpurpur unschädlichen Dämmerlichtes) gerade nachgewiesen ist, dass das Oedem das Ausschlüpfen der Netzhaut am wenigsten, und nur in sofern erleichtert, als Bärte und Hüte nach zwei entgegengesetzten Richtungen haften bleiben und in der gewöhnlichen Weise zerreissen. Ob die Stäbchen des Bleys die von *v. Hornbostel* durch Messungen an den Stäbchen des Frosches constatirte Schwellung im Lichte erleiden, war nicht zu entscheiden; wir würden diesem Umstande auch wenig Gewicht beilegen, weil jene Schwellung im Dämmerlichte, welches das festeste Haften beim Frosche erzeugt, nicht erkennbar wird.

Das frisch geöffnete Dunkelauge des Bleys zeigt auf seinem Grunde keine glatte Fläche, sondern eine Retina mit zahlreichen Unebenheiten, deren genauere Beobachtung sehr erschwert wird durch den schleimig fadenziehenden, in diesem Falle nicht ohne Schaden zu entfernenden Glaskörper. Im Allgemeinen ist die Hohlschale des Dunkelauges glänzender, als die des Hellauges, zeigt aber in beiden einen gewissen streifigen Atlasglanz, der durch Ziehen an der Sklera, oder indem man von hinten her Dellen hineindrückt, zu verstärken ist. Es giebt hier vielerlei zu sehen und auseinanderzuhalten, so die nicht überall gleichmässige, vom

---

[1]) vergl. Dse. Unters. Bd. I. S. 258.

Sehpurpur bedingte Farbe, die an Blutresten kenntlichen Gefässe der Hyaloïdea, dem unbewaffneten Auge durch wesentlich radiäre Streifen auffallend, und leichte weisse radiäre Streifen von geringer Ausdehnung, mittelst derer die tapetirte Retina ein wenig in die schwarze übergreift. Hiervon abgesehen ist eine breitere flache Streifung zu erkennen, welche breiten Unebenheiten der vorderen Fläche entspricht. Dieselben sind im Dunkelauge viel auffallender, als im belichteten und während sie in letzterem vorwiegend radiäre Züge bilden, treten sie in jenem mehr als unregelmässig concentrische Systeme auf. Man muss den Sehpurpur erst wegbleichen, um sich zu überzeugen, dass nicht dessen etwas streifige Ungleichmässigkeiten, sondern Unebenheiten der Fläche Ursache der Erscheinung sind.

An den Durchschnitten gehärteter Augen waren uns diese Unebenheiten zuerst als vordere wellige Ränder aufgefallen, welchen alle Retinaschichten genau folgend parallel liefen, so dass nur die Epithel-Stäbchenschicht, deren äussere Grenze überall dem glatten Bogen der Chorioïdea anlag, hinter jedem Wellenberge eine Verdickung zeigte. In den Hellaugen ziemlich flach, treten diese Zeichnungen und Vorsprünge im Dunkelauge so mächtig auf, dass man sie ohne Weiteres an den Schnitten mit unbewaffnetem Auge und aus Entfernungen erkennt, aus denen Differenzen der Fuscinlagerung gar nicht zu bemerken sind. Wir sind noch heute im Stande auf den ersten ganz flüchtigen Blick von einer grossen Serie unserer Präparate, einerlei ob halb verdorben und verzerrt, zu sagen, welche belichteten und welche Dunkelaugen angehören und können uns dieselben von Jedem, der einmal auf den Unterschied aufmerksam gemacht ist, sortiren lassen. Die Unebenheiten fehlen jedoch dem nicht tapetirten unteren Abschnitte des Auges.

Bei der mikroskopischen Untersuchung stellt sich heraus, dass die niedrigen Falten des Hellauges, und die hohen des dunkel

gehaltenen nur in den Maassen verschieden sind und dass es sich, von einzelnen, entweder in der Stäbchen-Epithelschicht oder zwischen Epithel und Chorioïdea erfolgten totalen Netzhautablösungen abgesehen, um die Vorstadien einer Ablösung handelt, die mit der beschriebenen Veränderlichkeit des Haftens der Retina zusammenhängen. Die ganze Erscheinung wird vermieden und eine glatte nach der Peripherie nur sehr allmählich schmäler werdende Retina erhalten, wenn man die Augen uneröffnet in die Härtungs-Flüssigkeiten bringt. Dennoch bieten die an den vor der Härtung eröffneten Augen zu beobachtenden Einzelheiten einiges Interesse, denn einerseits handelt es sich um Zustände, die sich vor dem Zutritte der Härtungsmittel ausbilden und durch diese nur fixirt werden, andererseits um eigenthümliche Elasticitätsverhältnisse in der Fischretina. Vor Allem sieht man, dass sowohl die Stäbchen und Zapfen, wie die Epithelien bis zum Doppelten ihrer Länge gedehnt werden können, ohne zu zerreissen (vgl. Fig. 7). Wir haben mit den Falten versehene Schnitte mit Chlorwasser oder mit Alkalien aufgehellt und zu unserem Erstaunen bemerkt, dass die äusseren Grenzen der Stäbchen und der Doppelzapfen in der Regel den Bogen der vorderen Retinaschichten und der M. limitans ext. nicht mit eingingen, sondern sich der continuirlichen, der Chorioïdea folgenden Parallele der Grenzlinie aller Sehzellen, also auch der in den Wellenthälern befindlichen, ohne Knicke oder Buchten anschlossen. Nur die vordere Reihe der einfachen Zapfen bog sich etwas von dieser flachen, nach vorne concaven Curve ab, ebenso die weniger regelmässige vordere Grenze des Fuscins oder des Guanins, welche letztere in den Retinafalten des Dunkelauges sogar einen nach vorn convexen Bogen bildete. Im Hellauge mässig entwickelt, sind die Verlängerungen im Dunkelauge so kolossal, dass wir besondere Sorgfalt auf die Feststellung des unzerrissenen Zustandes der genannten Elemente verwendeten. Hinsichtlich des Epithels blieben uns Zweifel, obwohl

die Basen sich gewöhnlich nur gedehnt und verschmälert zeigten, aber von den Stäbchen und Zapfen können wir bestimmt behaupten, dass sie ohne zu zerreissen so bedeutend gedehnt und in diesem Zustande durch Härtung fixirt werden. Wie es scheint gilt dies etwa in gleichem Maasse sowohl für die Innen- wie für die Aussenglieder.

Die nächste Ursache der genannten Dehnung dürfte in der Neigung der vorderen Netzhautschichten zur Faltung liegen, wenn dieselben der Wirkung ihrer eigenen Elasticität überlassen werden, was mit dem Momente der Wegnahme des vorderen Bulbustheiles geschieht. Die Beschaffenheit der Faltung müsste dann zunächst abhängig sein von der wechselnden Adhärenz der hinteren Schicht an der vergleichsweise steifen Chorioïdalfläche, sowie von der Festigkeit der Epithel-Stäbchenverbindung. Man sollte daher erwarten, dass die Retina sich im Dunkelauge, wo die letztere so gering ist, entweder mit dem Epithel von der Chorioïdea, oder in der äusseren Schicht vom Epithel einfach ablöse, nicht aber, was in Wahrheit sich ereignet, dass statt dessen das gesammte Sinnesepithel gedehnt wird. Dass dies im Hellauge geschehe, wo es in Wirklichkeit auch, obwohl in geringem Grade geschieht, ist wegen der festen Verklebung der Theile verständlich, aber wir bekennen, nicht zur Einsicht gekommen zu sein, weshalb die Differenz zwischen Dunkel- und Hellauge nicht die umgekehrte von der beobachteten ist.

Von den Elasticitätsverhältnissen der Amphibien- und Säugernetzhaut weichen die der Fischretina bedeutend ab: die ersteren haben immer die sehr ausgeprägte Tendenz, sich um die Innenfläche einzurollen, während die letzteren diese Erscheinung nicht zeigen, sondern nur die genannten Falten bilden, auch wenn sie dem Auge entnommen auf dem schlüpfrigen Glaskörper oder in Salzwasser den elastischen Kräften ohne wesentlichen äusseren Widerstand folgen können. Erwägt man die Verschiedenheiten

in der Orientirung dieser Falten, so ist die Möglichkeit eines Wechsels der Elasticität nicht unbedingt abzuweisen und vielleicht annehmbarer, als die Meinung, dass die resultirende Gestalt wesentlich von der Cohärenz der hinteren Schichten bedingt werde. Es liegt nicht fern solchen Elasticitätswechsel sogar vortheilhaft zu finden, wenn man die Chorioïdaldrüse beachtet, die ganz dazu geeignet scheint, durch Zustände wechselnder Blutfüllung, welche das Sehen erheischen könnte, in erheblichem Grade den Raum zu beeinflussen, in welchem sie sich mit der Retina von einer recht steifen Kapsel umgeben befindet. Einige Versuche, derartige Beziehungen herauszufinden, indem wir das Auge des Karpfen mit der unter den uns zugänglichen Fischen am stärksten entwickelten Drüse, und das des Aals, das derselben ganz entbehrt, berücksichtigten, führten nur zu dem Resultate, dass die Retina des letzteren die geschilderten Falten nicht bildet, die des ersteren dieselben in geringerem Grade aufweist als die Netzhaut des Bleys. Wir können hier nur mit der schwer zu entscheidenden Frage schliessen, ob die Sehzellen etwa selber in der Dunkelheit dehnbarer werden als im Lichte.

II. Der Sehpurpur von Abramis Brama.

Die lang ersehnte Gelegenheit, den Sehpurpur in situ mit voller Deutlichkeit zu sehen wird durch die kreidige Unterlage des Retinaltapetums, das den denkbar günstigsten Hintergrund dazu liefert, verwirklicht. Man erkennt in diesem Falle die Netzhautfarbe sogar durch die Pupille und zwar als violetten Schein, wenn man von unten nach oben in das Auge des im Dunkeln abgestorbenen Fisches blickt und der Beleuchtung die geeignete Richtung und Intensität giebt; wird ein solches Auge einige Zeit der Wirkung des diffusen Tageslichtes überlassen oder kurz besonnt, so erscheint die Pupille hellperlgrau, ganz so, wie *Brücke* sie vor 35 Jahren vom Bley beschrieb. Die Pupille des vor dem

Tode belichteten Fisches sieht dagegen gewöhnlich schwarz aus, wie die jedes andern Fisches und wird nur unter den für das Augenleuchten günstigsten Bedingungen hellbraun bis chocoladefarben mit etwas Perlmutterglanz. „Im Leben", sagt *Brücke*, „bekommt das Pseudotapet durch das darüber liegende und bei den Fischen, wie es scheint, sehr starke Gefässnetz der Nervenhaut einen Stich ins Zinnoberrothe". Der Augenspiegel wird darüber entscheiden, ob der Sehpurpur vor dem retinalen Tapetum durch die Pupille des lebenden Fisches zu erkennen ist.

In dem unter Lichtschutz eröffneten Auge des Dunkelfisches sieht der Grund, soweit das Tapetum reicht, prachtvoll violett aus, ebenso die daraus hervorgezogene, höchst durchsichtige Netzhaut. Wie schon erwähnt und aus dem bereits Erörterten verständlich ist, sieht der blossgelegte Augengrund durch die im Leben gebleichte Netzhaut besehen nicht weiss oder blass strohgelb aus, was nur für das post mortem dem Lichte ausgesetzte Dunkelauge gilt, sondern schmutzig hellbraun oder blass chocoladefarben, als Folge des vorgetretenen Fuscins. Breitet man in einem solchen, vom Glaskörper gut befreiten Augengrunde noch eine zweite, einem Dunkelauge entnommene, epithelfreie Netzhaut mit der Stäbchenseite nach unten glatt aus, was ganz nach Wunsch zu erzielen ist, so erscheint die Fläche nur recht schmutzig purpurfarben, während die natürlich gelagerte, ungebleichte Netzhaut den Augengrund einem tief violetten Firniss gleichend überzieht. Solche Beobachtungen können Aufschluss darüber geben, was von den verschiedenen Lebenszuständen des Epithels in situ direct zu erkennen sei, denn wenn die violette Retina auf ihrem Epithel wie über einen weissen Grund gelagert aussieht, so kann hinter ihren Stäbchenenden zunächst nur das weisse Guanin, nicht das braune Pigment liegen, oder es können die Basen der Epithelzellen nur da Fuscin enthalten, wo keine Stäbchenenden sind, also nur weiter nach hinten, hinter einer Guaninschicht und

zwischen den Cylindermänteln der Stäbchen, was mit unseren früheren, auf andere Weise erzielten Befunden stimmt. Wird die Retina durch Belichtung im Leben aber bräunlich statt weiss, so kann dies nur von Verdeckung des Guanins herrühren durch Fuscintheilchen, die sich entweder auf die Stäbchenenden oder so in die vorderen Zwischenräume der Stäbchen und Zapfen gelagert haben, dass sie von vorn sichtbar werden. So viel man von der isolirten Froschretina weiss, ist durch dieselbe von vorn kaum Licht wahrzunehmen, das von hinten durch die Zapfen fällt, da sich diese Kegel stark lichtbrechender Substanz als Lichtfänger bewähren, und es scheint ferner kein Licht zwischen den zu einer festen Mosaik verkitteten Innengliedern der Stäbchen und Zapfen durch. Hiernach müsste man annehmen, dass das weisse Licht, welches aus dem postmortal gebleichten Auge des Bleys von hinten unverändert zurückkehrt, nur durch die Stäbchen und zwar nur von deren Enden her, nicht von den äusseren Cylinderflächen, wo es, wie an den Zapfen total reflectirt würde, durchgelassen wird, und folgerichtig weiter schliessen, dass ein Lichtabsorbent (Fuscin) an die Stelle des Reflectors (Guanin) hinter die Stäbchenenden getreten sei, wenn der Augengrund, nachdem er im Leben vom Lichte verändert worden, bräunlich oder überhaupt dunkler erscheint. Dies ist die einzige Art, wie man zu dem Schlusse kommen kann, dass das Guanin irgend welche Verschiebung, wenn auch nur eine minimale auf einen bestimmten Querschnitt der Zellbasen beschränkte, in den Epithelien erleide. Wir müssen es aber dahingestellt lassen, ob das dioptrische und katoptrische Verhalten der Zapfen und Stäbchen bei den Fischen mit dem der Sehzellen des Frosches identificirt werden darf und halten es sogar für wahrscheinlich, dass von den Färbungen des Epithels bei den Fischen recht viel durch die langen, schwachlichtbrechenden Innenglieder der Sehzellen, deren Zwischenräume in so wechselnder Weise von den beiderlei Pigmenten erfüllt werden, von vorn wahrzunehmen sei.

Der Sehpurpur des Bleys hat die bei Fischen sehr verbreitete, mehr zum Violett, als zu der Nuance, die wir noch als purpurn zu benennen pflegen, neigende Farbe. Hatte in dieser Beziehung schon die mit sehr langen Stäbchen versehene Retina des Aals imponirt, so muss man doch sagen, dass dieselbe unter denen der Fische am wenigsten violett ist und mehr eine Vertiefung oder grössere Sättigung der vom Frosche bekannten Farbe darstellt, ja hinsichtlich des Violett der Abramisnetzhaut kaum vergleichbar ist. Dem entsprechend ist auch die im Spectrum erkennbare Absorption monochromatischen Lichtes in der letzteren eine andere: die Membran sieht am Natronlichte schwarz aus und

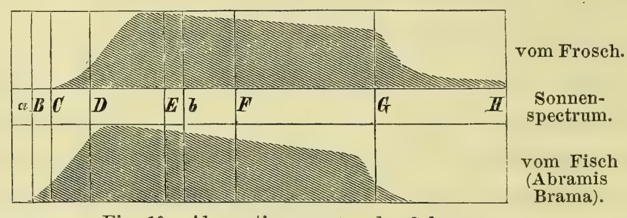


Fig. 10. Absorptionsspectra des Sehpurpurs.

erscheint im Spectrum des Sonnenlichtes in Orange von D—C stark grau überzogen, dagegen im Indigblau vor G noch leuchtend, im Violett und im eigentlichen Roth ungefähr von der Farbe der sie beleuchtenden Strahlen. So weit sich dies graphisch darstellen lässt, haben wir versucht es durch Fig. 3 wiederzugeben, aus welcher zugleich die grosse Differenz dieser Absorption im Vergleiche zu der des Sehpurpurs des Frosches erhellt.

Am Tageslichte verändert sich die Farbe ausserordentlich schnell, mindestens 3 mal schneller, als die der Froschnetzhaut, indem sie durch ein ungemein flüchtiges Roth und Orange zu blassestem Gelb, das vor der vollständigen Entfärbung etwas länger besteht, umschlägt. Um eine Froschretina bis zu der letztgenannten Nuance zu bleichen, bedarf es jedoch noch viel längerer, wenigstens 10 facher Zeit. Es ist also nicht allein der Sehpurpur des

Fisches, sondern auch das daraus entstehende Sehgelb viel zersetzlicher durch Licht, als beide Stoffe es beim Frosche sind.

Seit vom Sehpurpur und dem Sehgelb die unseren theoretischen Voraussetzungen so sehr entsprechende Thatsache constatirt worden, dass das monochromatische Licht in demselben Maàsse, wie es von diesen Farbstoffen absorbirt wird, auf dieselben auch zersetzend wirkt, war es geboten jedes dem Lichte weichende Pigment auf die Uebereinstimmung mit dieser Gesetzmässigkeit zu prüfen. Der Abramispurpur bot dazu eine neue und so gute Gelegenheit, dass wir einige Versuchsreihen über seine Zersetzlichkeit im Sonnenspectrum ausführten. Wir stellten zu dem Ende ein 5 Ctm. langes recht lichtstarkes Sonnenspectrum her, das nach Reflexion mittelst eines vorn versilberten Spiegels auf eine horizontale Fläche hinreichend rein war, um die stärkeren *Fraunhofer*'schen Linien scharf zu zeigen. Die horizontale Projection war leider unvermeidlich, weil die Abramisnetzhaut schwer von dem schlüpfrigen Glaskörper zu trennen und darum nur horizontal fixirbar ist, wenn die Rückfläche offen liegen soll. Mit 4 unzerschnittenen oder 2 in Streifen zerlegten Netzhäuten liess sich ein die Länge des Spectrums genügend überschreitendes Band herstellen um noch Controlstücke im ersten Roth und im Ultraviolett, sowie an ganz dunklen Orten übrig zu behalten. Neben die Netzhäute des Fisches legten wir zum Vergleiche eine Reihe solcher vom Frosche. Beiderlei Präparate wurden vor der Natronflamme hergestellt, und wie die wohlerhaltene Farbe der Fischnetzhäute lehrte, schnell genug, um Bedenken, welche in diesem Falle gegen jenes gelbe Licht geltend zu machen wären, unterdrücken zu können.

Den besten Begriff von der ausserordentlichen Lichtempfindlichkeit des Abramispurpurs giebt folgender Versuch: bei nicht ganz freier, zur Herstellung des erwähnten Spectrums gerade genügender Sonne (12. Mai $12^1/_2$ Uhr) fand sich derselbe schon nach 6 Min. zwischen C und E zu blassestem Gelb verändert,

von B bis a noch etwas rothpurpurn, von $E-F$ blass bläulich purpurn, und von $F-G$ sowie im Violett unverändert, während die Froschretinae zur selben Zeit zwischen D und E noch tief orange, von $C-D$ rothpurpurn waren. Ausser der hohen Empfindlichkeit für das Licht im Allgemeinen deutete dieser erste Versuch eine erhebliche Differenz an in der Reihenfolge der Ausbleichung dieses Purpurs durch Licht verschiedener Wellenlänge im Vergleiche zu dem des Frosches, auf welche wir in der Folge wesentlich die Aufmerksamkeit richteten.

Die weiteren mit untadelhaftem Sonnenlichte angestellten Versuche ergaben: 1. dass die schnellste Wirkung an den Ort der stärksten Absorption fällt, nämlich nahe bei D in dasjenige Gelb, das grade merklich zu Grün übergeht (also etwa doppelt so weit von E entfernt liegt, als das für den Sehpurpur des Frosches gefährlichste Licht); 2. dass das reingelbe und orange Licht von $D-C$ fast so schnell wirken, wie das grüne und blaugrüne von $E-F$; 3. dass das Indigblau nahe bei G kaum stärker wirkt, als das Rothorange von $C-B$; 4. dass das Violett noch unwirksamer ist, als das erste sichtbare Roth. Bei guter Sonne fanden wir z. B. die Netzhautfarbe im ersten Roth schon nach 9 Min. vergangen, im Violett erst nach 16 Min., während sie sich im nächsten Ultraviolett jenseits H etwa 25 Min. hielt. Alles dieses steht in guter Uebereinstimmung mit der vorerwähnten und abgebildeten Absorptionscurve. Ausserdem ergab der Vergleich mit den Froschnetzhäuten, dass diese, obwohl im Allgemeinen und am gemischten Lichte viel resistenter, im Indigblau und im Violett erheblich eher und mehr an Farbe verloren, als die des Fisches.

Sehr charakteristisch für den Abramispurpur und weit auffallender als beim Frosche ist die nach Art einer Verdünnung vor sich gehende Ausbleichung von F bis H, indem die Retina immer heller violett oder lila wird. Da es immer nahe lag, den Sehpurpur für eine Mischung aus einem Sehroth mit einem Seh-

violett (oder Blau) zu halten und diese Hypothese durch den fast rein violetten Sehpurpur der Fische, in welchem darnach die geringste Zugabe an Sehroth zu vermuthen gewesen wäre, eine neue Stütze zu erhalten schien, haben wir nicht versäumt, dieselbe an unserem Objecte zu prüfen. Nach jener Annahme müssten sowohl das Sehroth, wie das Sehviolett einfach schwinden, jedes in dem dafür geeigneten, d. h. in dem von jeder der Componenten vorwiegend absorbirten monochromatischen Lichte, das Sehroth einfach blassroth, allenfalls gelblich, das Sehviolett lila werdend und es müsste, wenn zwei solche Farbstoffe existirten, gelingen, einerseits durch Anbleichen im blau-violetten Lichte einen nur aus Sehviolett bestehenden Rest zu erzielen, der im gemeinen oder im gelb-rothen Lichte nicht mehr gelb werden dürfte, andrerseits durch Anbleichen im langwelligen Lichte einen Rest von Sehroth übrig zu behalten, der im kurzwelligen Lichte nur noch gelb oder farblos würde. Diese Voraussetzungen trafen thatsächlich nicht zu, denn jede im blau-violetten Lichte bis zum blassesten Lila angeblichene Fischretina wurde in gedämpftem Tageslichte, am deutlichsten vom Orange des Spectrums, vor dem Verluste aller Färbung erst deutlich gelb, und jede im orangerothen Lichte einigermassen röthlich gebliebene Netzhaut wurde im blau-violetten Lichte sogar mehr lila als chamois, ehe sie ganz verblich. Der Sehpurpur des Bleys liefert also ein neues Beispiel für die chemische Verschiedenartigkeit der lichtempfindlichen purpurnen Farbstoffe, welche die Retinastäbchen in der Thierreihe färben.

Der Abramispurpur ist ohne Aenderung der Farbe und Lichtempfindlichkeit in Galle löslich.

Verhalten des Sehpurpurs lebender Fische.

Nach der eben erörterten hochgradigen Lichtempfindlichkeit des Fischpurpurs kann es nur auffallen, dass derselbe intra vitam sehr haltbar ist. Wir kennen zwar Aehnliches vom Frosche, so

lange wir uns des Besitzes des *Boll*'schen Phänomens[1]) erfreuen, aber es ist gleichwohl überraschend, dass der Bley und viele andere Fische die Blendung an directem Sonnenlichte, welche nach *Boll*'s vielbestätigter Entdeckung den Sehpurpur beim Frosche in 10 Min. tilgt, eine so lange Bestrahlung recht gut vertragen, ohne die ganze Stäbchenfärbung zu verlieren. Freilich wird die Abramisretina dann wegen des Vortretens des Fuscins schon recht bräunlich gefunden, wenn man sie aber abhebt und umdreht, so

[1]) Ich kann hier die Bemerkung nicht unterdrücken, dass man das Andenken *Fr. Boll*'s schlecht ehrt, wenn man ihn, wie es *E. du Bois-Reymond* zuerst bei Gelegenheit der Publication einer *Gœthe*'schen Parabel in der „Deutschen Rundschau" (1878 April. Heft 7) gethan, den Entdecker des „Sehroths" nennt. Ich habe den Namen „Sehpurpur" zuerst am 5. Jan. 1877 gebildet mit der für Jedermann verständlichen Absicht, damit einen Farbstoff und das Schwinden der Retinafarbe durch Licht als einen photochemischen Process zu bezeichnen, womit 2 fundamentale Punkte hervorgehoben waren, über die sich *Boll* bekanntlich auch in seiner letzten Publication nicht hatte entscheiden wollen. Dennoch fand sich später der Name „Sehroth" in einer von Rom den 11. Jan. 1877 datirten Mittheilung *Boll*'s an die k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, deren Datum indess irrthümlich ist, weil die Zuschrift in der Gesammtsitzung der Akad. vom 11. Jan. 1877, also an demselben Tage in Berlin vorgelegt wurde, an welchem sie von Rom abgegangen sein sollte. Natürlich denke ich nicht daran, einen solchen Irrthum nicht entschuldbar zu finden, oder anzunehmen, dass der Secretair der Akademie, Herr *E. du Bois-Reymond*, am 11. Jan. keine Mittheilung von *Boll* vorgelegt habe; dass aber diese Mittheilung und die erst um Monate später gedruckt erschienene identisch seien, wird man erst annehmen dürfen, wenn Mitglieder der Akademie es bezeugen möchten.

Wie ich auf das Wort „Sehpurpur" kam, ist allmählich überall klar geworden, obwohl ich mich erinnere, dass meine nächsten und competentesten Freunde dasselbe am 5. Jan. 1877 noch etwas seltsam fanden; wie aber ein Anderer ebenfalls auf die Combination eines Farbennamens mit dem „Seh-" gekommen, würde immer merkwürdig bleiben und ist besonders schwer verständlich bei *Boll*, der dafür bereits im Deutschen (Stzg. d. k. Akad. z. Berlin 23. Nov. 1876) die Bezeichnung „Eigenfarbe der Netzhaut" gebraucht, am 7. Jan. in der Accad. d. Linceï das Wort colore fondamentale („il colore proprio della retina" — — „al quale colore l'autore dà il nome di colore fondamentale della retina". l. c. p. 3) gewählt hatte und

findet man sie entweder sogleich oder nach dem Abspülen des Guanins noch sehr violett. An der Mittagssonne im Juni mussten wir den Fisch mindestens 20 Min. unter einer wenige Millimeter hohen Schicht fliessenden Wassers mit dem Auge gegen die Sonne halten, um den Rest der Färbung vollständig zu beseitigen. Es ist dies um so auffallender, als die Pupille der Fische dabei recht weit bleibt und als die Retina des Bleys in der Guaninschicht die beste Einrichtung zur zweimaligen Ausnutzung des Lichtes besitzt. Bei der Lebensweise der Fische ist hiernach auf ein

---

natürlich 2 Tage später keinen Anlass hatte, ein anderes zu formen, das für ihn eine Hypothese einschloss, die er zu keiner Zeit gern und ganz aufzunehmen gedachte. Ich muss daher schliessen, dass der Name „Sehroth“ als ein Wort des Kampfes oder der Concurrenz gegen den Sehpurpur gewählt wurde und ich werde bestärkt in dieser Meinung, weil kein Zeugniss dafür vorliegt, dass das Wort „Sehroth“ schon am 11. Jan., an welchem Tage ich nämlich grade meine Mittheilung „zur Photochemie der Netzhaut“, worin zuerst vom Sehpurpur die Rede ist, von hier absendete, von Irgendjemandem in Berlin ausgesprochen oder gehört worden sei.

Zu den genannten Gründen, das „Sehroth“ für einen späteren Zusatz in der erwähnten Mittheilung *Boll*'s zu halten, kommt der weitere Umstand, dass dieselbe ausserdem sachliche Abweichungen von den am 7. Jan. bei den Linceï vorgelegten Angaben enthält, die unverständlich sind, wenn sie aus einer Zwischenzeit von 2 Tagen (bis zum 9. Jan., dem spätesten Termin, wann die Zusendung an die Berliner Akademie von Rom abgegangen sein konnte) erklärt werden sollen. Während es bei den Versuchen über Wirkungen des farbigen Lichtes auf lebende Frösche am 7. Jan. heisst: „l'azione della luce colorata fu molto intensa“ (l. c. p. 3), wird am 11. Jan. gesagt, dieselben seien „ausschliesslich als bei einer mittleren Lichtintensität angestellt zu betrachten“; und dies ist nicht etwa eine nebensächliche Anführung, sondern ein gewichtiger Umstand, weil ich inzwischen an der isolirten Retina, mit der ich allein damals zu arbeiten vermochte und wo die Versuche sogleich und entscheidend anzustellen waren, im Gegensatze zu *Boll* gefunden hatte, dass auch das farbige Licht totales Schwinden der Retinafarbe erzeugt, wie es im Auge des Lebenden allerdings erst bei grosser Intensität erfolgt.

Wie überall, gilt auch bei der k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin zur Begründung eines Prioritätsanspruches nur die Zeit der Verbreitung einer bereits gedruckten Mittheilung, was Jedermann nur verständig finden kann

Sehen ohne Sehpurpur, soweit die purpurfreien, sehr zahlreichen Zapfen ausser Frage sind, selten zu rechnen, vielleicht nur bei sehr gutem Tageslichte oder Sonnenschein, in flachen, klaren Gewässern. Fische, die wir in einem geschlossenen Raume mit Seiten- und Oberlicht in Trögen von rothem Sandstein unter einer etwa 30 Ctm. hohen Wasserschicht hielten, besassen Nachmittags noch reichlich Sehpurpur in den Stäbchen, freilich neben reichlich vorgetretenem Fuscin, so dass die Farbe von vorn wie beraucht erschien. Da ein mehr violettbraunes Fuscin manchen Fischen eigenthümlich scheint, so ist die Entscheidung über Mitbetheiligung des Sehpurpurs an der Färbung nicht ohne weiteres

---

und von den Mitgliedern gewöhnlich in der Weise benutzt wird, dass dem äusserst verspäteten Erscheinen der Monatsberichte im Handel, nach Forscherart reichlich Separatabzüge vorangesendet werden. Es ist deshalb kaum etwas dagegen einzuwenden, wenn in einer Sitzung vorgelegte Mittheilungen bis zur Vollendung der Abdrücke selbst wesentliche Aenderungen erfahren, und ich würde ebensowenig wie Andere ein Wort darüber zu sagen haben, wo es geschähe. Wenn dagegen mit Hülfe jenes gewöhnlich zulässigen Brauches der Versuch gemacht wird, aus einem unrichtigen und verspätet erdachten Schlagworte ein Schiboleth zu machen gegen unzweifelhaft berechtigte frühere wissenschaftliche Aussprüche, so ist dagegen Verwahrung einzulegen und ich thue dies noch mit der weiteren Begründung, dass *Boll* sich selber in seiner vom 6. März 1877 datirten Abhandlung im Archiv f. Anat. und Physiologie (S. 11) das Recht absprach, ohne besondere Erwähnung nachträgliche Aenderungen an Mittheilungen vorzunehmen, die der Akademie einmal vorgelegen hätten. Man würde ihm also Unrecht thun und nachdem ihn ein früher Tod zum schmerzlichen Verluste der Wissenschaft ereilte, sein Andenken schädigen, indem man seinen Namen vorwiegend mit einem Worte in Verbindung brächte, das nicht nur einen längst erkannten und gefährlichen Irrthum über den Farbenton der Retina einschliesst, sondern auch über die Entdeckung des Farbstoffes der Stäbchen Unwahrheit verbreitet. Was *Boll* wirklich entdeckt hat und was seinem Namen zu dauerndem Ruhme gereicht, ist weder die Erkenntniss, dass die Färbung der Stäbchen von einem Farbstoffe herrühre, noch die Zurückführung der Bleichung desselben auf einen photochemischen Process, sondern die schöne Thatsache der Netzhautbleiche im Lichte bei lebenden Fröschen, die wir oben als das *Boll*'sche Phänomen bezeichneten. *W. Kühne.*

zu treffen, wir fanden dieselbe aber nicht schwierig, indem wir die Netzhäute halbirten, die eine Hälfte kurz besonnten und mit der andern verglichen.

Um unsere Angaben über die Resistenz des Sehpurpurs lebender Fische keinen Widersprüchen auszusetzen, dürfen wir nicht unterlassen, ausdrücklich hervorzuheben, dass dieselben ebenso wie alle früheren, die Vorgänge im Epithel betreffenden, sich nur auf vollkommen lebenskräftige, stark zappelnde Fische und auf unmittelbar nach dem Tödten untersuchte Augen beziehen. Man muss Erfahrung im Experimentiren mit Fischen haben, um zu wissen, wieviel darauf ankommt und wieviel Material durch die einfachsten Versuche im Verlaufe derselben hinfällig werden kann. Einen kräftigen Bley die nöthige Zeit immer mit demselben Auge gegen die Sonne zu wenden, ist eine mühsame Arbeit, schon weil das Auge die von *Joh. Müller*[1]) in seinen sinnreichen „Bemerkungen über die Statik der Fische“ bereits erwähnten Compensationsbewegungen macht und die Tendenz hat, sich nach abwärts zu richten. Wird der Fisch mit den Händen gehalten, so ist auch unter Wasser Gefahr, dass er matt werde, was selten weniger bedeutet, als jene hoffnungslose Agonie, in welcher die Meisten diese Thiere überhaupt nur kennen. Dass in diesem Zustande der Sehpurpur schon in 10 Min. der Sonne weichen kann, haben wir oft genug bemerkt und um Dem zu entgehen, die nöthige Lage in der Regel in engen Glascylindern oder durch Befestigen des Fisches zwischen Glasplatten hergestellt. Selbstverständlich wurde die ganze Zeit für lebhaft fliessendes Wasser gesorgt, um einestheils jede Erwärmung, gegen welche Fische bekanntlich sehr empfindlich sind, zu vermeiden, anderntheils die Kiemenathmung zu unterhalten, was zweckmässig durch Berieselung mit fallendem Strahle erzielt wird.

---

[1]) *Müller*'s Archiv. 1845 S. 456.

Da das Fischauge seiner Lage wegen vorwiegend vom Grunde der Gewässer zurückkehrendes Licht erhält, welchem das Tapetum auch jedesmal zugewendet ist, so kann es nicht überraschen, dass in gewöhnlichen, grösseren Bassins von Cäment oder Holz schwimmende Fische auch im Freien erst nach sehr langer Zeit den Sehpurpur einbüssen. In einem kreisrunden von klarem Wasser überlaufenden Bassin von 165 Ctm. Durchmesser und 45 Ctm. Tiefe fanden wir seit einer Stunde eingesetzte Fische noch reichlich mit Sehpurpur versehen, obwohl die Oberfläche keinen Schutz vor der Mittagssonne hatte; jedoch fand sich das Fuscin immer stark vorgetreten. Das letztere Phänomen ist also in den gewöhnlichen Lebensverhältnissen der Fische ein viel sichereres Zeichen der Belichtung, als die Veränderung am Sehpurpur und es wäre daher interessant, Süss- uud Meerwasserfische darauf zu untersuchen, unmittelbar nachdem sie in den gewöhnlich von ihnen bewohnten Tiefen gefangen worden, wozu uns leider die Gelegenheit fehlte.

Noch grössere Ueberraschungen als die Ausbleichungsversuche an lebenden Fischen im gewöhnlichen Tages- oder Sonnenlichte, brachten uns einige bei gelegener Witterung unter farbigen Gläsern angestellte Experimente. Aus bekannten Gründen waren die Absorptionsfarben das einzige Mittel um die stets nöthige mehrstündige Belichtung unter Ausschluss bestimmter Strahlen vorzunehmen. Zur Rothbelichtung dienten 2—3 Lagen mit Kupferoxydul gefärbten, zur grünen 2 Lagen tief grünen mit Chromoxyd hergestellten Glases, zur blauen anfänglich eine Combination von Cobaltglas mit einem bläulichgrünen, später 5—10 Ctm. hohe Schichten starker Lösungen von Kupferoxydammoniak, durch welche Medien ausschliesslich das direkte Sonnenlicht zu den in weissen Porzellanwannen befindlichen Fischen drang. In der Wanne wurde das Wasser beständig durch einen starken Wasserstrahl, der durch einen Ausschnitt in der Bedeckung zugeleitet war, erneuert.

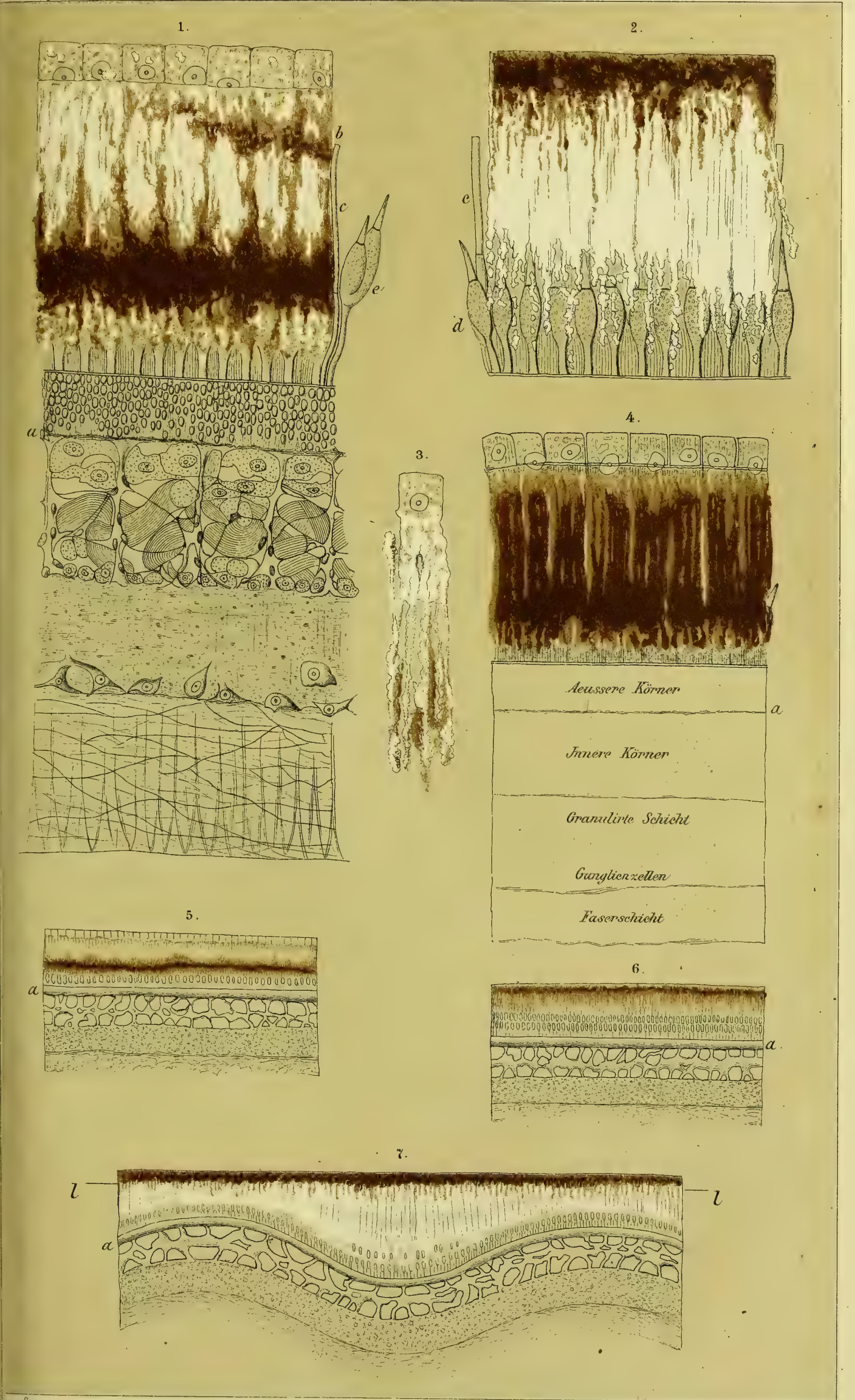
Unseren Erwartungen entsprechend, fanden wir den Sehpurpur in den blauen und grünen Belichtungen sehr resistent, obschon wir überrascht waren, denselben nach 4—5stündiger Besonnung (im Juni und im Juli von 10—3 Uhr) oft noch kaum verändert anzutreffen; was wir aber nach den mit gemischtem Lichte gemachten Erfahrungen gar nicht ahnen konnten, ergab sich in der rothen Beleuchtung, wo wir den Purpur meist schon nach einer Stunde stark erblasst oder in Orange verwandelt, nach $1^1/_2$—2 Stunden ganz geschwunden fanden. Da sehr viele Fische in der Vorrichtung zu Grunde gingen, steht uns z. Zt. kein grosses Versuchsmaterial zur Verfügung, und wir können uns desshalb nur im Allgemeinen dahin äussern, dass der Sehpurpur vieler lebender Fische im blauen und grünen Lichte mindestens 8—10 mal länger aushält, dagegen im rothen etwas schneller vergeht, als der von Fröschen. Es gilt dies für den stark violetten Purpur des Bleys, der Schleihe und der Weissfische, während sich der des Aals dem der Frösche ähnlich verhielt.

Da der Sehpurpur der isolirten Fischnetzhaut zu den lichtempfindlichsten Sehfarbstoffen zählt, so kann seine unerwartete Beständigkeit im Leben nur auf sehr erhebliche regenerirende Vorgänge des Fischauges bezogen werden. Die Voraussetzungen, welche wir darauf gründeten, erfüllten sich indess in ungeahnter Weise. Kein günstigeres Object hätte man sich zur Demonstration der Regeneration des Sehpurpurs vorstellen können als das Abramisauge mit seinem in situ sichtbaren Purpur und wir hofften denselben darin leicht wieder zu finden, nachdem wir ein eröffnetes Dunkelauge rasch an der Sonne ausgebleicht und einige Zeit ins Dunkle zurückgebracht hatten. Dieser Versuch schlug vollkommen fehl, ja wir haben die postmortale Regeneration überhaupt nur nach einer der beim Frosche anschlagenden Methoden feststellen können, nämlich indem wir das eröffnete Dunkelauge an die Sonne brachten, darauf einen Zipfel der Netzhaut

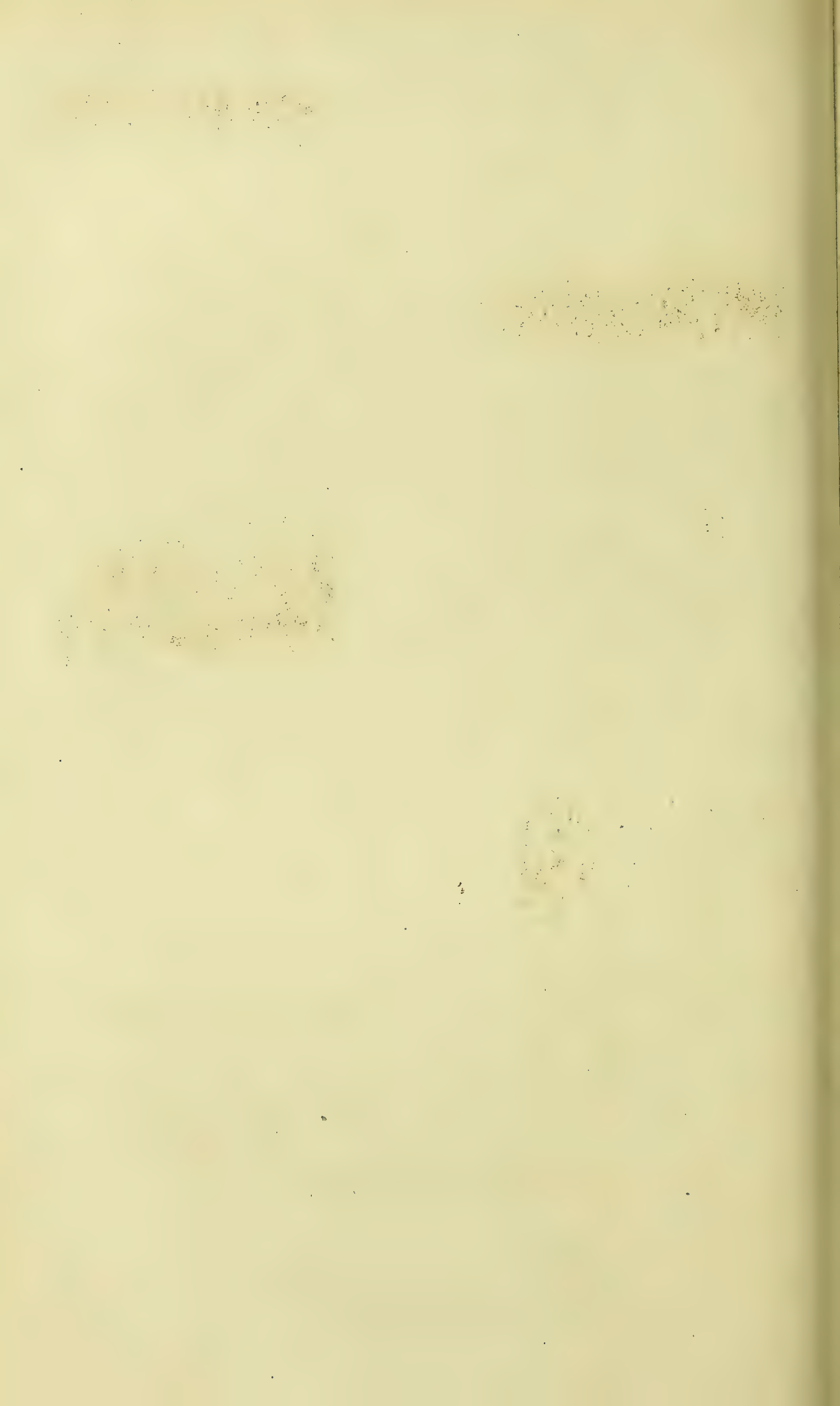
umklappten, um uns zu überzeugen, dass die Retina bis auf den Grund gebleicht worden, das Auge weiter 10 Min. im Dunkeln liegen liessen und jetzt die ganze Netzhaut herausnahmen. Die Regeneration war dann unzweifelhaft, aber bei weitem nicht so schlagend, wie beim Frosche und es half auch nichts die Zeit des Liegenlassens der Retina auf ihrem Epithelgrunde zu verlängern. Der zuvor besehene Zipfel erwies sich immer sehr schwach wieder gefärbt, ebenso eine erst ganz ausgeschlüpfte und auf ihren alten Platz zurückgelegte Netzhaut. In Uebereinstimmung hiermit fiel der beim Frosche so vorzüglich gelingende Regenerationsversuch am intra vitam entpurpurten, nachher exstirpirten aber nicht eröffneten Bulbus vollkommen negativ aus; während die Froschnetzhaut ihre Färbung auf diese Weise beinahe so vollkommen und so schnell wiedergewinnt, wie wenn sie mit ihrem Besitzer weiter gelebt hätte, haben wir bei dem Fische keine Spur davon bemerken können. Fischaugen verhalten sich in dieser Beziehung also ungefähr so, wie die Augen der Säuger und liefern damit ein neues Beispiel für die alte Erfahrung der geringen Ueberlebenszeit vieler Gewebe der Fische, sowie eine augenscheinlich mit *Holmgren*'s[1]) Beobachtungen über das rasche Schwinden der Retinaströme und das frühzeitige Erlöschen der Reaction dieser Ströme auf Lichtreiz, übereinstimmende Thatsache. Dagegen erwies sich das Fischauge im Leben allen andern bis jetzt bekannten, das der Säuger kaum ausgeschlossen, hinsichtlich der Purpurregeneration sehr überlegen: wir haben dieselbe nach einstündigem Besonnen und darauf folgender Lichtentziehung von 15 Min. schon erkennbar, nach 20 Min. sehr deutlich, nach $^1/_2$ Stunde fast vollkommen, nach 40 Min. sicher vollendet gefunden.

Ist schon die grosse Beständigkeit des Sehpurpurs der Fische im Lichte ein Zeichen für den lebhaften Stoffwechsel in ihrem Auge und die Neogenese des Farbstoffs, welche der bis zur Blei-

[1]) Vergl. die folgende Abhandlung.



Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.
Carl Winter's Universitätsbuchhandlung in Heidelberg.



chung fortgesetzten Blendung im Dunkeln folgt, Beweis genug für den Fortgang lebhafter chemischer Processe zunächst nach der Belichtung, so werden manche besonders bei dieser Thierklasse bekannten stofflichen Wirkungen des Lichtes dem Verständnisse näher gerückt, während wir zugleich begreifen, weshalb der Fisch die Tiefen sucht, wohin von allem Lichte zu seinem Gebrauche vorwiegend dasjenige dringt, dessen schnellere Schwingungen für seine Stäbchenfarbe die ungefährlichsten sind.

Heidelberg, den 28. Juni 1880.

Erklärung zu Tafel III.

Durchschnitte der Netzhaut von Abramis Brama.

Fig. 1—4 bei 240facher Vergr. in den Maassen genau, im Uebrigen halbschematisch; Fig. 5—7 bei schwacher Vergrösserung. Die weissen Parthien bezeichnen das Guanin, *a a* die überall äusserst schmale Zwischenkörnerschicht.

Fig. 1. Von einem besonnten, Fig. 2 von einem zwei Stunden im Dunkeln gehaltenen Bley. Bei 1 *b* ist das Fuscin noch nicht soweit nach vorn gelangt, wie es bewegt werden kann. *c c* Stäbchen, deren Innen- und Aussenglieder sichtbar sind. *d* Zapfen der vordersten Lage, *e* Doppelzapfen der hinteren Lage.

Fig. 3. Epithelzelle aus einer sehr dünnen Stelle des Präparates von Fig. 1, fast isolirt.

Fig. 4. Aus dem oberen guaninfreien (schwarzen) Theile der Retina.

Fig. 5 vom belichteten, Fig. 6 vom dunkel gehaltenen Bley, nach Lösung des Guanins in Natron.

In Fig. 6 wird durch den Rückgang des Fuscins die zweite Lage der Doppelzapfen sichtbar.

Fig. 7. Schnitt durch eine Falte der Retina des Dunkelauges. Die Linie *l l* würde durch die Figur gezogen die hintere grade Grenze der Stäbchenenden bezeichnen.

Ueber die Retinaströme.

Von

Dr. Frithiof Holmgren,

o. ö. Professor der Physiologie an der Universität zu Upsala.

I. Einleitung.

Die ersten mir aus der Literatur bekannten Versuche über die elektromotorischen Eigenschaften der Retina und des Sehnerven sind die von *E. du Bois-Reymond* schon vor dreissig Jahren publicirten [1]). Sie betreffen ausschliesslich den ruhenden Strom und sind hauptsächlich an Organen von Fischen angestellt. Der Zweck dieser Versuche war, zu ermitteln, ob in der Retina freie Nervenendigungen anzunehmen wären, welche nach Analogie des natürlichen Querschnitts des Muskels sich elektromotorisch negativ gegen den natürlichen Längsschnitt verhielten. Zu dem Zwecke benutzte *du Bois-Reymond* als Untersuchungsobject den von Muskelresten schnell gereinigten Augapfel im Zusammenhang mit dem dazu gehörigen Nervus opticus in seiner ganzen Länge. Er leitete den Strom ab, einerseits von dem künstlichen Querschnitte oder natürlichen Längsschnitte des Opticus, und andererseits von einem beliebigen Punkte der Aussenfläche des Augapfels, vorzugsweise von der Hornhaut. Dabei zeigte es sich, dass der Querschnitt des Nerven sich constant negativ verhielt gegen jeden beliebigen Punkt der Aussenfläche des Augapfels, ebenso

---

[1]) *E. du Bois-Reymond.* Untersuchungen über thierische Electricität. II. Bd. 1. Abtheilung. Berlin 1849. S. 256 u. 257.

wie dass der natürliche Längsschnitt des Sehnerven in der Nähe des Querschnitts sich negativ verhielt gegen die Oberfläche der Hornhaut. Daraus schloss *du Bois-Reymond* damals, dass entweder in der Nervenhaut keine freien Nervenendigungen vorhanden sind, oder dass dieselben, wenn es wirklich dergleichen giebt, sich wenigstens nicht wie die freien Endigungen der einfachen Muskelbündel negativ gleich künstlichen Querschnitten verhalten.

So stand die Sache, als ich sechszehn Jahre später und zwar mit Hülfe der verbesserten Hülfsmittel, welche die wissenschaftliche Untersuchung auf diesem Gebiete in so hohem Maasse *du Bois-Reymond* zu verdanken hat, einige Versuche über das elektromotorische Verhalten desselben Organs anstellte[1]. Ich wählte dazu im Gegensatz zu *du Bois-Reymond* vorzugsweise das Froschauge, welches er aus dem Grunde weniger zweckmässig gefunden hatte, weil der Sehnerv höchstens die Länge von 3 mm besitzt und also sehr unbequem war für genauere Untersuchungen und dies besonders bei den damaligen Hilfsmitteln. Dieser Uebelstand hatte aber für meine Versuche keine besondere Bedeutung, weil die Hauptabsicht, in welcher ich dieselben vornahm, eine ganz andere war. Mein Hauptzweck war nämlich, nicht zu wissen, in welcher Richtung der ruhende Strom kreist je nach den Punkten, von welchen abgeleitet wurde, sondern vielmehr zunächst zu erfahren, ob überhaupt eine Schwankung des abgeleiteten Stroms im Momente des Zutritts und Entfernens des Lichtes von der Retina nachzuweisen war, und in diesem Falle wie sich diese Schwankung verhalte. Ich wollte mit einem Worte die Bewegungserscheinungen des Stroms, die Stromschwankungen oder wie sie

---

[1] *Frithiof Holmgren*, Method att objektivera effekten af zjusintryck po retina. Upsala Läkareförenings Förhandlingar. Bd. I. d. 19. Jan. 1866. p. 184—198. (Methode um die Einwirkung des Lichts auf die Retina zu objectiviren.)

später genannt worden sind, die Actionsströme studiren. Ich hatte damit den besonderen Zweck, ein objectives Zeichen aufzufinden, mit dessen Hülfe man die Lichtwirkungen auf die Retina unter verschiedenen Umständen beurtheilen könnte, anstatt der sonst uns allein zu Gebote stehenden subjectiven Empfindungen.

Ich bestätigte nun zunächst in dieser Arbeit *du Bois-Reymond*'s Hauptergebniss, zeigte aber zugleich, dass es nicht gleichgültig ist, von welchem Punkte der Oberfläche des Augapfels die Stromableitung gemacht wird. Ich habe also in dieser Arbeit auf die Verschiedenheit der verschiedenen Theile dieser Oberfläche aufmerksam gemacht, und wieder habe ich auch daran erinnert, dass der Augapfel auch Muskeln in sich schliesst, deren Strom möglicher Weise einen Antheil an den resultirenden Strömen haben könne. In Bezug auf den ruhenden Strom bin ich somit zu dem Resultate gekommen, dass bei Ableitung einerseits von dem Sehnerven und andrerseits von der Cornea, die letztgenannte stark positiv ist gegen den ersteren, ganz so wie es *du Bois-Reymond* angegeben hat; dass aber dagegen bei Ableitung einerseits von dem hinteren Theile des Bulbus und andererseits von dem Sehnerven der erstere schwach negativ gegen den letzteren ist. Wenn also die eine Elektrode in fester Berührung mit dem Sehnerven bleibt, die andere aber bewegt wird und einmal die hinteren Theile des Bulbus, ein anderes Mal die Hornhaut berührt, so hat man im ersteren Falle das, was ich demnach die „schwache Anordnung“ nannte, wobei der Sehnerv positiv ist gegen den Augapfel und im letzteren Falle die „starke Anordnung“, wobei der Opticus gegen die Cornea sich negativ verhält.

Mein Hauptresultat bestand aber in dem Nachweise von Stromschwankungen oder Actionsströmen, welche entstehen bei der Einwirkung des Lichtes auf die Retina. Am besten traten dieselben zum Vorschein im Momente, wo das im Dunkeln gehaltene Auge plötzlich beleuchtet wurde oder auch umgekehrt. Die abso-

lute Richtung dieser Stromschwankung war wenigstens bei starker Anordnung positiv im Verhältniss zum ruhenden Strom. Bei schwacher Anordnung hielt ich sie aber für negativ, jedoch mit der ausdrücklichen Einschränkung, dass ich diese Annahme nur auf einen einzigen, wegen mancherlei Schwierigkeiten nicht ganz sicheren Versuch stützte.

Ich stellte mir damals die Sache so vor, dass die schwache Anordnung die wahre Richtung des Nervenstromes angab, dass aber dagegen bei der starken Anordnung der Strom der intraocularen Muskeln mit einem so grossen Antheile einging, dass er den schwachen Nervenstrom vollständig deckte, so dass der letztere erst bei der Schwankung, welche ich nach allen damals bekannten Analogien für negativ hielt, seine wahre Richtung zu erkennen giebt. Diese Auffassung habe ich, wie wir sehen werden, später geändert. Die Hauptsache war diesmal jedenfalls der Nachweis einer Stromschwankung überhaupt bei der Einwirkung des Lichtes auf die Retina.

Zwei Jahre später veröffentlichte *Hermann* die Resultate einiger Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten des Sehnerv-Augapfelpräparats bei Fischen und beim Frosch. Er constatirte erstens, so wie ich, den Grundversuch *du Bois-Reymond*'s, fand aber zweitens, dass bei Präparaten von grossen Fischen Opticuspunkte, die möglichst weit vom Querschnitt entfernt sind, sich gegen den Bulbus völlig stromlos verhalten. Daraus schliesst er, dass zwischen dem Längsschnitt der Opticusfasern und ihrer Endigung im Auge „absolut kein Strom vorhanden“ ist. Und drittens behauptet *Hermann*, dass wenn man das Auge eröffnet und entleert, am besten unter $^1/_2$procentiger Kochsalzlösung, so finde sich das Innere des Bulbus stark negativ gegen mittlere Punkte des Opticuslängsschnitts. Wie *Hermann* das physiologische Ende der Opticusfasern in der Netzhaut als den natürlichen Querschnitt derselben erkennt, so meint er ein Beispiel dafür

gefunden zu haben, dass sich ein natürlicher Querschnitt gegen den natürlichen Längsschnitt stromlos verhält.

So standen die Dinge, als ich im Anfang des Jahres 1871 in Upsala Läkareförening von neuem über diesen Gegenstand eine etwas ausführlichere Mittheilung machte. Wie man sieht, hatte ich auf zwei neue Umstände aufmerksam gemacht, nämlich erstens: dass es nicht gleichgültig war, von welchem Punkte des Augapfels die Ableitung geschah, sondern dass sich die Hornhaut in elektromotorischer Hinsicht anders verhielt, als der hintere Abschnitt des Bulbus und zweitens, — und dies war mir die Hauptsache, — dass es eine der negativen Schwankung des Nervenstroms entsprechende Stromschwankung gab proportional den Lichtschwankungen auf der Retina. Weil meine erste Mittheilung ganz unbeachtet geblieben, wollte ich nun die Aufmerksamkeit auf den Gegenstand wieder lenken und theilte zu dem Zwecke etwas ausführlicher meine damals gemachten Beobachtungen mit[1]. In sofern erreichte ich auch meine Absicht, als die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen durch *Rabl-Rückhard*, Referenten im Centralblatte für die medicinischen Wissenschaften[2], den Fachgenossen bekannt wurden. Indessen scheint die Sache selbst bis auf die letzte Zeit sehr wenig Interesse geweckt zu haben. Meines Wissens ist die 1873 erschienene Arbeit von *Dewar* und *Mac Kendrick*, welche durch eine schwedische Dame auf meine Untersuchungen aufmerksam gemacht wurden, die einzige, welche nach meiner letzten Publikation diesen Gegenstand behandelt. Meine Schrift ist zwar eigentlich nur eine Art vorläufiger Mittheilung, in welcher ich ohne Versuchsprotokolle oder Versuchsanordnung mit-

---

1) *Frithiof Holmgren.* Om retinaströmmen (Ueber die Retinaströme). Upsala Läkareförenings Förhandlingar. Bd. VI., den 17. Febr. 1871. S. 419 bis 455.

2) Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften. IX. Jahrg. 1871. S. 423 und 438.

zutheilen ein Urtheil über das Hauptergebniss in den weitesten Umrissen gegeben habe. Es war immer meine Absicht, die schon damals gemachten und die später neu hinzugekommenen Versuche ausführlicher und vollständiger zu publiciren; aus verschiedenen Umständen habe ich aber noch heute die Gelegenheit nicht gefunden, diese Absicht ins Werk zu setzen.

Indessen bin ich in den letzten zwei Jahren bei mehreren Gelegenheiten und von verschiedenen Seiten her aufgefordert worden, wenigstens ein ausführliches Referat meiner früheren Publication in französischer oder deutscher Sprache zu veröffentlichen. Die in der letzten Zeit öfter erfolgte Wiederholung dieser Aufforderung hat es mir zur Pflicht gemacht, derselben nachzukommen. Dies ist also der Grund, warum ich jetzt wieder zu demselben Gegenstand zurückkomme, und zwar auch diesmal nur vorläufig, weil ich noch immer hoffe, Gelegenheit zu finden, das schon gewonnene und noch zu gewinnende Material für eine ausführlichere Publication verwerthen zu können; ich halte es für richtig, im Folgenden anstatt eines ausführlichen Referats eine reine Uebersetzung meiner früheren Mittheilung mit nur wenigen und unwesentlichen Abänderungen des Originals zu geben. Weil es mir von Interesse zu sein scheint, die Erscheinungen, um die es sich hier handelt, in engerer Beziehung mit den Processen in der Retina zu betrachten, welche in der letzten Zeit von *W. Kühne* mit so grossem Erfolge studirt worden sind, so habe ich mich auf seinen erneuten Wunsch entschlossen, eine Mittheilung in seinen „Untersuchungen“ abdrucken zu lassen.

II. Ueber den ruhenden Retinastrom.

Das Bemühen, das *du Bois-Reymond*'sche für die Muskeln gültige Gesetz eines elektromotorischen Gegensatzes zwischen natürlichem Längs- und Querschnitt festzustellen, ist dadurch auf wesentliche Schwierigkeiten gestossen, dass die Enden der

Nerven, wie *Hermann* richtig hervorgehoben, in anderen Organen begraben sind, wie Muskeln, Sinnesorgane, Gehirn, Rückenmark, Drüsen u. s. w. Wenn nun, wie er weiter meint, diese Nervenenden oder natürlichen Längschnitte ebenso wie die künstlichen sich negativ verhalten gegen den Querschnitt, so müssen die genannten Organe, im Falle dass sie schon stromlos sind, oder wenigstens deren Ströme ausgeschlossen werden können, sich negativ gegen den Längsschnitt des Nerven verhalten. Eine ähnliche Ueberlegung mag es wohl gewesen sein, welche *du Bois-Reymond* bewogen hat, unter Voraussetzung von freien Opticusenden innerhalb des Augapfels, aus seinen Versuchen den Schluss zu ziehen, dass der natürliche Querschnitt des Nerven sich anders verhält als derjenige der Muskeln und auf Grund welcher *Hermann* aus seinen Versuchen folgert, dass ein Strom zwischen dem natürlichen Längs- und Querschnitt des Nerven überhaupt gar nicht existirt.

Wie man sieht, sind die Resultate der angestellten Versuche ebenso wie die Schlüsse, welche man daraus gezogen, in wesentlichen Stücken von einander verschieden. Wenn indessen *du Bois-Reymond* gefunden hat, dass der Sehnerv, er mag nun vom Längsschnitt oder Querschnitt desselben abgeleitet gewesen, negativ ist gegen die Hornhaut und *Hermann* beobachtet, dass es Stellen des Sehnerven giebt, welche gegen Stellen des Augapfels sich stromlos verhalten, und ich dagegen gesehen, dass der N. opticus sich positiv verhält gegen die hinteren Theile des Bulbus oculi, so scheinen diese Resultate in scharfem Widerspruch mit einander zu stehen, so lange man an dem oben angedeuteten Raisonnement festhält. Dessen ungeachtet muss ich sie alle drei für richtige Beobachtungen halten. Der scheinbare Widerspruch beruht meiner Meinung nach darauf, dass man von Anfang an das Problem nicht ganz richtig aufgestellt hat, und von nicht ganz klaren Voraussetzungen ausgegangen ist. Keines von den

genannten Resultaten berechtigt meines Erachtens, für sich allein zu einem endgültigen Schlusse in Bezug auf das Gesetz von *du Bois-Reymond* betreffend das Verhalten des natürlichen Längsschnittes und Querschnittes zu einander.

Wenn man bedenkt, dass der Nerv nur als Verbindungsglied und Leiter gewisser Processe zwischen anderen Apparaten fungirt, so ist es schon a priori undenkbar, dass man je im Organismus einen natürlichen Querschnitt zu finden im Stande wäre, in demselben Sinne, wie dieser Ausdruck für die Muskelfäden gebraucht worden ist. Nirgends hat man auch meines Wissens einen Nervenfaden gefunden, welcher nach der einen oder nach beiden Richtungen mit einem freien Ende aufhört ohne mit einem anderen Apparate organisch verbunden zu sein, zu oder von welchem derselbe die für die Nerven eigenthümlichen Erregungsprocesse leitet. Dagegen weiss man, dass neben dem Nerven selbst elektromotorische Eigenschaften vorzugsweise solchen Apparaten zukommen, in welchen Nerven reichlich ihren Anfang oder ihr Ende haben. Dieses ist der Fall z. B. mit dem Gehirn, dem Rückenmark, den Muskeln, den Drüsen, der Haut u. s. w. Es scheint also, als sollten die elektromotorischen Eigenschaften als eine Eigenthümlichkeit dem Nervensysteme und dessen vielen verschiedenartigen Endorganen zukommen. Von diesem Gesichtspunkte aus hat man ein gewisses Recht solche Eigenschaften auch beim Auge zu erwarten, weil ja der Augapfel gerade in sich eine ausgebreitete Haut, die Netzhaut, birgt, welche zum wesentlichen Theile aus nervösen Elementen besteht. Weil dieselben ausserdem in der Retina in einer höchst regelmässigen Anordnung vorkommen, so dürfte man auch dort eine gewisse Regelmässigkeit der elektrischen Ströme erwarten können.

Auf der anderen Seite wieder darf nicht vergessen werden, dass der Augapfel ein zusammengesetztes Organ ist, welches ausser der Retina auch verschiedene andere Gewebe enthält und unter an-

derem dabei auch Muskelfäden, namentlich diejenigen, welche der Iris und dem Accommodationsapparate angehören. Gesetzt wiederum, dass der Strom dieser Muskeln in den Hintergrund tritt gegen denjenigen des Nervenstromes in der Retina oder aber ganz und gar beseitigt werden kann und dass die übrigen Organe des Augapfels stromlos sind, gesetzt mit einem Worte, dass die Retina allein elektromotorisch wirksam ist innerhalb des Augapfels, so darf nicht übersehen werden, dass die Retina selbst ein zusammengesetztes Organ ist, welches nicht einfach als der natürliche Querschnitt des Sehnerven betrachtet werden darf. Noch weniger scheint es berechtigt, den ganzen Augapfel als diesen Querschnitt zu betrachten. Mit demselben Rechte könnte man einen Muskel als den natürlichen Querschnitt des motorischen Nerven betrachten aus dem Grunde, weil die Enden desselben im Muskel stecken. Strenge genommen dürfte die Retina sowohl in anatomischer als in physiologischer Hinsicht von dem Sehnerven verschieden sein, wie der Muskel von dem motorischen Nerven. Die Stäbchen und Zapfen gleichen den Nervenfäden nicht mehr als die Muskelfasern es thun. Und auf der andern Seite dürfte wohl der Vorgang, welchen man das Nervenprincip oder den Innervationsprocess genannt hat, ebenso verschieden sein von der mechanischen Zusammenziehung der Muskeln als die Aetherschwingungen von demselben Nervenprincipe verschieden sind. Ebenso gut oder ebenso wenig also als man die Stäbchen und Zapfen als die Anfänge der Opticusfasern erklärt, könnte man auf der andern Seite die Muskelfasern als die Enden des motorischen Nerven erklären. Will man dagegen die Auffassung von der Retina als einem durchaus aus nervösen Elementen bestehenden Organe festhalten und in Uebereinstimmung damit die Stäbchen und Zapfen als die letzten freien Enden dieser zusammenhängenden Elemente betrachten, so dürfte auch eine solche Betrachtungsweise physiologisch berechtigt sein. Will man

unter solchen Voraussetzungen das elektromotorische Verhalten zwischen natürlichem Querschnitte und Längsschnitte ermitteln und prüfen, in welchem Grade dasselbe dem von *du Bois-Reymond* für die Muskeln gefundenen Gesetz folgt, so muss man auch bei einer solchen Untersuchung in einer mit der entsprechenden Untersuchung in Bezug auf die Muskeln völlig analogen Weise vorgehen. Man muss die Retina als ein Organ für sich betrachten, zusammengesetzt von elektromotorischen Gewebselementen verschiedener Art von demjenigen des Sehnerven. Man muss also innerhalb des Organs selbst, in der Retina sowohl als in dem Muskel für sich, die elektromotorischen Gegensätze aufsuchen. Es muss von dem mit dem Organe verbundenen Nerven abstrahirt werden und im Endorgane selbst sowohl der Längsschnitt als der Querschnitt gesucht werden. Wenn wir also von diesem Gesichtspunkte her die Retina betrachten und behandeln in vollständiger Analogie mit einem Muskel und zu dem Zwecke einen Blick werfen auf die regelmässige Anordnung der Elemente derselben, so dürfte es nicht schwierig sein zu finden, wo der Längsschnitt auf der einen und der Querschnitt auf der andern Seite gesucht werden sollen. Der natürliche Querschnitt wird ohne Zweifel gebildet aus den feinen Chorioidalenden der Stäbchen und Zapfen, welche dicht neben einander regelmässig geordnet die ganze mosaikartige Retinafläche bilden, welche gegen die Chorioidea stösst. Ebenso unzweifelhaft ist es, dass man den natürlichen Längsschnitt zu suchen hat auf der inneren gegen den Glaskörper gekehrten Seite der Retina, welche ganz und gar von der Ausbreitung der Opticusfasern bedeckt ist. In der Weise aufgefasst, dürfte die Retina ein Präparat für die bezweckte Untersuchung bieten, welches in regelmässiger Anordnung nichts zu wünschen übrig lässt. Eine von Nervenelementen gebildete dünne Haut, deren ganze eine Oberfläche einen reinen natürlichen Querschnitt darstellt und deren andere Oberfläche ein ebenso reiner Längsschnitt ist,

dürfte ohne Schwierigkeit die nöthige Auskunft über das elektromotorische Verhalten zwischen den beiden geben können.

Indessen ist bekanntlich die Retina in frischem natürlichen Zustande ein so zartes und empfindliches Organ, dass sie wohl zu der in Frage gestellten Untersuchung, isolirt, kaum zu gebrauchen wäre oder wenigstens nicht früher dazu benutzt werden dürfte, als man sich schon vorher auf anderem, leichterem Wege über ihre elektromotorischen Eigenschaften orientirt hätte. Man darf in diesem Falle, so wie es bei dem Muskel geschehen, zuerst die Untersuchung ausführen bei in ihrer natürlichen Lage und ihrem Zusammenhange behaltenen Elementen, geschützt gegen gröbere mechanische Misshandlung, kurz womöglich wie in ihrem natürlichen Zustande. Man mag also anstatt der isolirten Retina zuerst den Augapfel untersuchen, ebenso wie man den Muskel als Ganzes anstatt der von allen übrigen in denselben eingehenden Gewebsbestandtheilen befreiten Muskelfäden untersucht. In ihrer natürlichen Lage innerhalb des Augapfels ist die sonst so zarte und empfindliche Retina vollkommen geschützt vor Allem, was in ihre normalen Verhältnisse störend eingreifen könnte und der unverletzte Bulbus erfüllt also alle billigen Anforderungen auf ein gutes Präparat für die bezweckte Untersuchung, wenn man höchstens die störende Einwirkung abrechnet, welche die elektromotorischen Eigenschaften der intraocularen Muskeln möglicher Weise ausüben können. Dieses ausgenommen bietet auch der Augapfel für eine Untersuchung wie die vorliegende, wie es scheint, eine vollständige Analogie mit einem unregelmässig gebauten d. h. nicht parallelfaserigen Muskel, z. B. dem für dergleichen Untersuchungen so viel gebrauchten und so gut bekannten M. gastrocnemius des Frosches. Besonders ist dieses der Fall, wenn man, wie es oft der Fall gewesen, den Gastrocnemiusstrom ableitet, einerseits von dem Achillesspiegel oder der Sehne und andererseits nicht direkt von dem oberen Theile des Muskels, sondern

anstatt dessen von dem damit zusammenhängenden Femur. Das Festhalten an dieser Analogie wird die Auffassung der Erscheinungen der Retinaströme bedeutend erleichtern. Ich mache darum hier davon Gebrauch, um eine sonst nöthige Ausführlichkeit der Darstellung zu vermeiden, und halte dies um so mehr für berechtigt, als ein grosser Theil von dem Interesse, welches der Retinastrom besitzt, eben in dessen Analogie mit dem Muskelstrome liegt. In dem M. gastrocnemius ist bekanntlich der Strom, summarisch genommen, aufsteigend wenn man von Punkten ableitet, welche nach je einem Ende des Muskels gewählt sind. Dieser Umstand hat, wie bekannt, zu unrichtigen Schlüssen und davon herrührenden Angriffen gegen das Gesetz des Muskelstroms Veranlassung gegeben, Angriffe, welche wiederum *du Bois-Reymond* veranlasst haben zu einer gründlichen und ausführlichen Untersuchung über die elektromotorischen Verhältnisse des Gastrocnemius, welcher zeigt, dass das Gesetz des Muskelstromes auch für diesen Muskel in aller Strenge gültig ist. Die Ursache, warum der resultirende Strom die aufsteigende Richtung hat, liegt einfach in der eigenthümlichen Anordnung der Muskelfasern, wodurch der hintere und untere Theil des Muskels (entsprechend der ganzen Ausbreitung des Achillesspiegels) überwiegend natürlichen Querschnitt bildet, wogegen der obere und vordere Theil überwiegend natürlichen Längsschnitt repräsentirt.

Wollen wir uns nun über die Verhältnisse innerhalb des Augapfels orientiren, so werden wir augenfällige Analogien finden. Setzen wir vor der Hand voraus, dass von Allem, was der Bulbus einschliesst, die Retina allein oder in so überwiegendem Grade elektromotorische Eigenschaften besitzt, dass alles übrige nicht in Betracht gezogen zu werden braucht. Der elektromotorisch wirksame Theil befindet sich demgemäss im hinteren Abschnitte des Bulbus und hat eine schaalenförmige Gestalt, entsprechend der hinteren Halbkugel des Bulbus mit der ora serrata zur vorderen

Grenze. Wie schon vorhin bemerkt, wendet die Retina gegen die Chorioidea d. h. gegen die Aussenseite des Bulbus einen reinen natürlichen Querschnitt. Ableitung von dem hinteren Theile des Bulbus bis auf eine Grenze nach vorn, welcher die ora serrata entspricht, ist also gleichbedeutend mit Ableitung von dem natürlichen Querschnitt der Retina, weil wir ja die zwischenliegenden Häute Chorioidea und Sclerotica als elektromotorisch unwirksame, also als indifferente Leiter betrachten.

Nach dem Innern des Bulbus richtet dagegen die Retina ausschliesslich einen reinen natürlichen Längsschnitt. Wenn man also von dem Innern des Auges ableitet, oder, was dasselbe ist, von der Hornhaut, weil ja der Glaskörper, die Linse, der Humor aqueus u. s. w. nur indifferente Leiter sind, so ist das gleichbedeutend mit Ableitung vom natürlichen Längsschnitte. Wenden wir uns zur Analogie mit dem Gastrocnemius zurück, so entspricht der hintere Theil der Sclerotica dem Achillesspiegel und die Hornhaut dem Oberschenkelbein. Nun ist, wie bekannt, der Achillesspiegel negativ gegen das Oberschenkelbein; aus demselben Grunde sollte nun, wenn unser Raisonnement richtig ist, der hintere Theil des Bulbus bis auf die ora serrata nach vorn sich negativ gegen die Cornea verhalten, oder kurz zu dem ganzen vorderen Theile bis auf die ora serrata nach hinten.

Dies ist meiner Meinung nach die richtige Ueberlegung, von welcher man ausgehen muss bei der besprochenen Untersuchung. Zieht man nun zugleich in Erwägung, dass es innerhalb des Bulbus Muskeln giebt und dass dieselben sämmtlich ihre Lage haben in einer Region zwischen der Cornea und dem hinteren Abschnitte des Bulbus, so können wir vorläufig von dieser Region, welche wir als Zona ciliaris bezeichnen können, bei der Untersuchung über die electromotorische Oberfläche des Bulbus absehen. Damit hat man zwar den etwa vorhandenen Muskelstrom nicht ausgeschlossen, aber durch Vermeidung dieser Zone auch vermieden das Problem

unnöthig zu verwickeln. Es ging ja doch alles darauf hinaus, auf Umwegen oder durch Untersuchung der elektromotorischen Oberfläche des Bulbus, sich über den Strom der Retina zu orientiren.

Lässt man also die Zona ciliaris als ein neutrales Gebiet bei Seite und leitet von den übrigen Theilen des Bulbus ab, so findet man die gemachten Voraussetzungen vollständig bestätigt. Es ist leicht sich davon experimentell zu überzeugen.

Das Präparat, welches sich für diese Untersuchung am besten eignet, ist der Augapfel vom Frosche, sorgfältig präparirt und vor Allem gut von allen anhaftenden Muskelresten gereinigt. So lange man auch den Sehnerven in die Untersuchungen dieser Art mit hineinzog, wendete man mit Vorliebe die Augen von Fischen an, und zwar aus dem natürlichen Grunde, weil diese Thiere einen sowohl längeren als überhaupt stärkeren N. opticus besitzen. Für meine Versuche habe ich das Froschauge viel besser gefunden. Dieses Präparat, so wie die Organe des Frosches überhaupt, wird von dem übrigen Organismus getrennt sehr lange am Leben gehalten. Was den Retinastrom speciell betrifft, so ist er, so weit ich bisher zu erfahren Gelegenheit gehabt habe, beim Frosche verhältnissmässig sehr viel stärker als bei den Fischen, und bietet dazu Erscheinungen, welche zu demonstriren mir wenigstens bisher bei den Fischen nicht gelungen ist. Der Retinastrom bei den Augen der Warmblüter ist, wie man wohl voraussetzen konnte, verhältnissmässig viel flüchtiger, wenn sie getrennt vom Organismus untersucht werden, und dass man bei einer Untersuchung über die elektromotorische Oberfläche des Auges das isolirte Auge vorzieht, ja sogar nothwendig benutzen muss, ergiebt sich von selbst. Das hier zunächst Folgende bezieht sich also auf das Froschauge.

Was nun die äussere Anordnung des Experiments betrifft, so habe ich kurz mittelst der unpolarisirbaren sogenannten Thon-

stiefelelektroden von *du Bois-Reymond* den Strom zu der *Wiedemann*'schen Spiegelbussole mit sehr empfindlichem und aperiodischem Magneten abgeleitet. Uebrigens wird bemerkt, und dies ist bei den schwachen Strömen besonders wichtig, dass bei jedem Versuche gehörige Aufmerksamkeit auf solche Fehlerquellen gerichtet ist, welche möglicher Weise von geänderter Gleichgewichtslage des Magneten oder zufällig auftretender Polarisation in den Elektroden herrühren konnten. Dass übrigens alle bei derartigen Untersuchungen nöthigen Vorsichtsmassregeln befolgt sind, um Fehler zu vermeiden, versteht sich von selbst.

Wird nun unter solchen Umständen abgeleitet einerseits von einem Punkte des hinteren Abschnittes des Bulbus und andrerseits von einem Punkte der Cornea, so zeigt sich der letztere ohne Ausnahme positiv gegen den ersteren. Am stärksten ist der Regel nach der somit entstandene Strom, wenn die Ableitung von der Mitte der Cornea einerseits gemacht wird und andrerseits von einem Punkte einer Cirkelperipherie, welche den hinteren Theil des Bulbus etwa in der Mitte zwischen dem Eintritte des N. opticus und der Gegend der ora serrata trifft. Dieser Cirkel konnte als der elektromotorische Aequator des natürlichen Querschnittes bezeichnet werden, wenn man dieselbe Bezeichnungsweise behalten will, wie für den natürlichen Längsschnitt der Muskeln. In diesem Falle würden die Pole einerseits durch den Opticuseintritt und andrerseits durch die ora serrata repräsentirt. Der Ausdruck ist natürlich an und für sich uneigentlich, wird aber durch die Analogie hinreichend verständlich. Auf der anderen Seite fällt der Mittelpunkt des natürlichen Längsschnitts mit dem Mittelpunkte der Cornea zusammen und deren Peripherie mit der Peripherie der Cornea. Wenn also bei der Ausmessung der elektromotorischen Oberfläche des Bulbus oculi im Gegensatze mit dem, was für den Muskel gilt, der Längsschnitt einen Mittelpunkt hat und der Querschnitt einen Aequator,

so beruht das einfach auf der geometrischen Anordnung von den elektromotorischen Elementen und hebt nicht im Geringsten die Gültigkeit des Gesetzes auf. Als Grund für die angewendeten Benennungen mag angeführt werden, dass die Mitte der Cornea der Regel nach sich positiv verhält gegen die übrigen Punkte der Cornea und dass symmetrisch von den ersteren gelegene Punkte sich stromlos zu einander verhalten. Von zwei Punkten auf dem hinteren Theile des Bulbus (dem natürlichen Querschnitte) verhalten sich der Regel nach solche stromlos zu einander, welche entweder auf der Peripherie eines der von dem Opticuseintritte concentrisch gezogenen Kreise oder auf je einer Peripherie solcher gleichweit von dem Aequator gedachten concentrischen Kreise gelegen sind. Weiter verhält sich jeder Punkt auf dem Aequator des Querschnitts elektromotorisch negativ zu jedem anderen Punkte, welcher von dem ersteren gerechnet näher dem Opticuseintritte oder der ora serrata liegt. Es dürfte überflüssig sein zu erinnern, dass die somit angegebenen elektromotorischen Punkte und Linien hier ebenso wenig wie bei den Muskeln mit den entsprechenden geometrischen exakt zusammenfallen, ebenso wie dass dieser Umstand die allgemeine Gültigkeit des Gesetzes nicht im mindesten zu erschüttern vermag.

Allzu tief in die Einzelheiten einzugehen, ist gegenwärtig unsere Aufgabe nicht und es dürfte dies überhaupt von geringerem Erfolge sein, wenn es sich um ein Präparat handelt von der complicirten Beschaffenheit und den geringen Dimensionen wie das Froschauge. Man darf darum nicht das Gesetz als wesentlich gescheitert ansehen, wenn auch in einzelnen Fällen geringere Abweichungen von den angegebenen Regeln vorkommen. Das schon Angeführte dürfte bislang völlig hinreichend sein, um die gemachten Voraussetzungen zu rechtfertigen und um die Natur der Retinaströme in Uebereinstimmung mit dem *du Bois-Reymond*schen Gesetze des Muskelstroms zu zeigen. Der Lage der Retina

zu Folge ist es wohl nicht möglich von der von mir als natürlicher Längsschnitt betrachteten Fläche direkt abzuleiten; auf der anderen Seite bietet aber die Grenzfläche der zwischenliegenden indifferenten Leiter eine so symmetrische Form und eine so regelmässige Lage im Verhältniss zum natürlichen Längsschnitt, dass eine Untersuchung über die Vertheilung der elektromotorischen Spannung auf den ersteren ohne Gefahr erlaubt zuverlässige Schlüsse zu ziehen in Bezug auf den letzteren. Die elektromotorische Oberfläche der Cornea zeigt in der That dieselbe Vertheilung der Spannung, wie sie es thun sollte, wenn man sich den ganzen Bulbus von den Elementen der Retina in der Weise gefüllt dächte, dass die Elemente des natürlichen Längsschnitts anstatt nach der Ausstrahlung aus dem Sehnerven parallel mit der äusseren Wand des Bulbus zu laufen, zuerst eine Strecke innerhalb des Bulbus in der Richtung des N. opticus fortliefen und nachher sich in einer mit der Convexität gegen die Cornea gerichteten Schlinge umbiegen, um dann endlich senkrecht gegen die Sclera ihr Ende zu erreichen. Diese Anordnung der Elemente ist, so weit es deren Richtung angeht, in der Fig. 1 angedeutet, welche sonst einen Schnitt durch das Froschauge vorstellt, gelegt durch die Axe in der horizontalen Ebene.

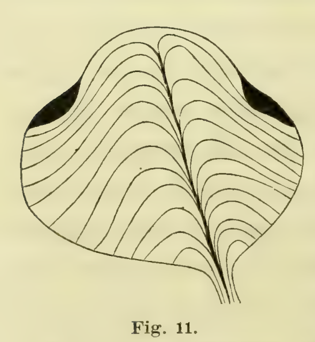


Fig. 11.

Diese Anordnung erinnert auf der einen Seite unzweifelhaft schon viel an die entsprechende der Muskelfasern im Gastrocnemius und auf der anderen Seite dürfte man ungefähr dieselbe Richtung den Spannungscurven ertheilen müssen, welche zwischen verschiedenen Fusspunkten auf die Retina verbreitet gedacht werden müssen innerhalb der indifferenten Leiter im Innern des Bulbus, nur dass die letzteren natürlich sehr viel complicirter sind.

Die Hauptsache von dem jetzt Angeführten sehe ich in der Thatsache, dass die Hornhaut unter allen Umständen positiv ist gegen den hinteren Theil des Bulbus. Diese Thatsache allein ist dem Angeführten nach eine kräftige Stütze für meine Auffassung von den electromotorischen Verhältnissen in der Retina. In den kleineren Einzelheiten kann man wohl dabei Abweichungen finden von den oben aufgestellten Regeln. So kann z. B. angeführt werden, dass die Mitte nicht immer positiv ist gegen andere Punkte der Cornea. So habe ich mitunter die Regel gültig gefunden für Punkte in der Richtung der Pupillenwinkel, dagegen nicht für Punkte in der gegen diese senkrechten Richtung, ohne dass ich weder dieses als Regel angeben noch es zu erklären versuchen will. Uebrigens habe ich meine Aufmerksamkeit nicht vorzugsweise diesen Einzelheiten gewidmet und zwar aus dem Grunde, weil mein Hauptzweck vor der Hand ein anderer war, wie es aus dem Folgenden hervorgehen wird. Abweichungen von der Regel sind übrigens in der regio ciliaris weniger als sonst unerwartet, wegen der Nähe der intraoculären Muskeln.

Diese Muskeln scheinen aber in der That beim Froschauge einen sehr unmerklichen Einfluss auf den Strom zu üben, welcher von der Oberfläche des Bulbus abgeleitet wird, was um so weniger überraschend ist, als man wohl kaum einen sicheren, es sei anatomischen oder physiologischen, Beweis für die Existenz eines anderen Muskels im Froschauge als den eines Sphincter Pupillae hat. Ich habe in meinem früheren Aufsatze über diesen Gegenstand ohne Zweifel den intraocularen Muskeln eine viel grössere Bedeutung in diesem Sinne zugemessen, als sie in Wirklichkeit verdienen.

Dagegen scheint das Verhalten bei gewissen anderen Thieren, z. B. bei den Warmblütern ein anderes zu sein nach den Beobachtungen zu urtheilen, welche ich in dieser Hinsicht zu machen

Gelegenheit gehabt habe. Bei Vögeln und Säugethieren, z. B. bei Hühnern, Kaninchen, Hunden, Katzen ist die zona ciliaris entschieden positiv gegen die Cornea und man muss die hinteren Elektroden ziemlich weit nach dem hinteren Pole des Bulbus zu rücken, damit sie sich negativ verhalten gegen die Corneaelektrode. Dies dürfte möglicher Weise durch die Lage und Anordnung der intraocularen Muskeln dieser Thiere erklärt werden können. Ueberlegt man nämlich die Anordnung der Fasern des Ciliarmuskels, und gerade diese Fasern dürften wohl hauptsächlich hierbei in Betracht kommen, so wird man leicht finden, dass die beiden Hauptabtheilungen dieses Muskels einen fast reinen Längsschnitt gegen die Aussenseiten des Bulbus dieser Region zukehren. Hierdurch kann möglicher Weise die von diesem Längsschnitte herrührende positive Spannung grösser ausfallen als die in der Corneamitte von der Retina herrührende, wodurch die Cornea verhältnissmässig negativ erscheint. Bei diesen Thieren mit sicher constatirten und stark entwickelten Muskeln tritt auch, wie natürlich ist, der Muskelstrom mit Bestimmtheit hervor. Jedoch gewinnt er, der Regel nach wenigstens, nicht die Oberhand. So viel bin ich im Stande gewesen, zu konstatiren, dass bei allen Klassen der Vertebraten die Regel herrscht, dass die Hornhaut in elektromotorischer Hinsicht positiv ist gegen den hinteren Theil des Bulbus. Nur in zwei Fällen, bei einem Hunde und bei einem Kaninchen, konnte ich nur das entgegengesetzte Verhalten zum Vorschein bringen. Ich denke nicht, dass diese Fälle die Regel aufheben können, ebenso wenig als ich ihnen eine genügende Erklärung geben kann. Ich habe sie nur erwähnen müssen.

Die Untersuchung über die elektromotorischen Oberflächen der Augen der Warmblüter hat ihre Schwierigkeiten, welche sie unvollständiger und unsicherer machen als beim Frosch. Arbeitet man mit isolirten Augen, so sind die Ströme sehr flüchtig und

man findet die nöthige Zeit nicht für eine vollständige Untersuchung. Will man dagegen den Strom längere Zeit benutzen, dann muss man am lebenden Thiere, bei so weit als möglich beibehaltener Circulation im Auge, arbeiten. Dies lässt sich auch wohl thun und war auch für meine folgenden und hauptsächlichen Untersuchungen nothwendig. In diesem Falle muss man sich aber damit begnügen, den Hauptstrom zwischen Cornea und dem hinteren Theile des Bulbus abzuleiten. Feinere Details zu ermitteln ist kaum möglich, wenn man bedenkt, dass das Auge mit den übrigen Organen in Berührung bleibt und folglich Ströme sich in den Hauptstrom einmischen aus allerhand Quellen, welche man zu controliren nicht im Stande ist. Dessen ungeachtet ist es doch möglich, den Hauptstrom zum Vorschein kommen zu lassen, und zwar in folgender Weise. Das Thier wird curarisirt und bei fortgesetzter künstlicher Athmung wird das obere Augenlid mit einem Theile der Orbita weggenommen, wonach der Bulbus bis auf den Sehnerven frei präparirt wird. Dies lässt sich ziemlich leicht und ohne namhafte Blutung bewerkstelligen, wenn man vorsichtig zu Werke geht und vor Allem die Gefässe schont, welche durch die Sclerotica ein- und ausgehen. Die Blutung aus diesen Gefässen ist nämlich äusserst schwierig wenn nicht unmöglich zu sistiren. Damit nun die isolirte Ableitung von dem gewünschten Punkte der Sclerotica ermöglicht sei und nicht zugleich von dem angrenzenden Gewebe, habe ich in der Weise verfahren, dass ich die Thonspitze mit einer dünnen Hülse von Kautschuk vollständig überzogen habe, den Theil davon jedoch ausgenommen, mit welchem man den Bulbus berühren will. Diese Methode passt nun zwar nicht, wenn es sich darum handelt, den ruhenden Retinastrom mit allen seinen Einzelheiten bei Ableitung von verschiedenen Punkten zu demonstriren. Dagegen leistet sie treffliche Dienste bei Untersuchungen über die Bewegungserscheinungen des Retinastroms, der Actionsströme, wie

wir später sehen werden. Die Nothwendigkeit zu diesem Zwecke die Retinaströme darstellen zu können am lebenden Thiere oder wenigstens am ungeschädigten Bulbus, um dadurch ein Präparat zu besitzen, welches hinreichend lange Zeit benutzt werden kann, ist der hauptsächliche Beweggrund, welcher mich dazu veranlasst hat, in dem Vorhergehenden mich über die elektromotorische Oberfläche des Bulbus ausführlicher zu äussern.

Es giebt nämlich eine viel einfachere Methode die Richtigkeit meiner Auffassung des elektromotorischen Gegensatzes zwischen der äusseren und der inneren Oberfläche der Retina zu demonstriren. Will man den Verdacht, dass die intraocularen Muskeln einen wesentlichen Einfluss auf den Strom ausüben, welcher bei der Ableitung von der Cornea einerseits und dem hinteren Theile des Bulbus andrerseits entsteht, vollständig beseitigen, so liegt nichts näher, als diese Muskeln aus dem Kreise ganz zu entfernen. Man schneidet die Iris und die ganze regio ciliaris einfach weg oder mit einem Worte so viel von dem vorderen Theile des Bulbus, dass mit Sicherheit alle Muskeln entfernt sind. Der hintere Theil bleibt dann allein übrig, schaalenförmig und muskelfrei. Wenn man nun, sei es dass die Linse in dieser Schaale bleibt oder nicht, mit der einen Spitze das Innere und mit der anderen das Aeussere dieser Schaale berührt, so zeigt es sich regelmässig, so weit ich bisher gefunden ohne Ausnahme, dass das Innere sich positiv verhält gegen das Aeussere.

Denselben Gegensatz findet man auch, wenn man die isolirte Retina für sich dazu benutzt, obwohl es sich von selbst versteht, dass dieses weiche Gebilde weniger brauchbar ist zu eingehenden Untersuchungen dieser Art.

Legen wir nun alles zusammen, was im Vorhergehenden angeführt worden ist, so dürfte daraus hervorgehen, dass der Retinastrom, wie ich denselben aufgefasst habe, oder vorausgesetzt, dass meine Auffassung von der inneren Oberfläche der Retina

als natürlichem Längsschnitt und von der äusseren als natürlichem Querschnitt berechtigt ist, genau das Gesetz von *du Bois-Reymond* befolgt. Dieses Gesetz hat also im Gebiete des Nervensystems eine Bestätigung gefunden. Wie wir später sehen werden, dürfte auch die gemachte Voraussetzung aus den Bewegungserscheinungen des Stromes eine weitere Bestätigung finden.

Nach den jetzt gewonnenen Erläuterungen komme ich schliesslich noch einmal zu den früheren Untersuchungen über den Strom zwischen dem Bulbus oculi und dem Nervus opticus zurück.

Wie früher erwähnt, hat *du Bois-Reymond* den Sehnerven, sowohl Quer- als Längsschnitt negativ gegen die Hornhaut gefunden; weiter habe ich Punkte des Sehnerven, welche positiv gegen Punkte des hinteren Theils vom Bulbus sind und schliesslich *Hermann* Punkte des N. opticus zwischen dem Querschnitte und dem Eintritt desselben in den Bulbus, welche sich stromlos gegen nicht näher angegebene Punkte des Bulbus verhalten, gefunden. Ich habe diese einander scheinbar widersprechenden Angaben als jede für sich auf richtige Beobachtungen gegründet bezeichnet, zugleich aber auch behauptet, dass man aus denselben allgemein gültige Schlussfolgerungen in Bezug auf das elektromotorische Verhalten des natürlichen Querschnitts und Längsschnitts der Elemente des Nervensystems zu ziehen nicht berechtigt ist. Sehr leicht ist es nun, sich von der Richtigkeit der Angabe *du Bois-Reymond*'s zu überzeugen. Es dürfte eine Regel ohne Ausnahme sein, dass der Sehnerv sich negativ gegen die Hornhaut verhält. Die Angabe von *Hermann* zu bestätigen dürfte auch nicht sehr schwierig sein. Giebt man sich einige Mühe, so wird es nicht sehr schwierig, Punkte auf dem Bulbus zu finden, welche sich stromlos gegen Punkte auf dem Sehnerven verhalten. Etwas schwieriger ist es allerdings Fälle zu demonstriren, wobei Punkte des hinteren Theils des Bulbus sich negativ zeigen gegen Punkte auf dem Sehnerven, weil es dazu

nöthig scheint, dass die elektromotorische Wirksamkeit des letzteren etwas abgeschwächt ist; aber diese Fälle kommen doch auch zur Beobachtung. So gelingt es oft auf einem und demselben Opticus-Bulbus-Präparat vom Frosche alle drei Fälle zu demonstriren, und somit die Richtigkeit der Beobachtungen zu bestätigen.

Der Sehnerv des Frosches ist zwar sehr kurz, höchstens etwa 3 mm und es ist also nur eine geringe Strecke, auf der man sich zu bewegen hat. Giebt man aber der einen Elektrode eine feste Lage auf dem Bulbus, etwa in der Aequatorialregion des natürlichen Querschnitts, und berührt mit der anderen beweglich gehaltenen Spitze verschiedene Punkte des Sehnerven nach einander, so wird sich etwa Folgendes zeigen. Bei der Berührung des Querschnitts verhält sich derselbe, so lange das Präparat noch frisch ist, immer negativ gegen den Bulbus. Bewegt man nun die Spitze bis zu einem Punkte in der Mitte zwischen dem Querschnitte und dem Opticuseintritte im Bulbus, so bleibt der Nerv gewöhnlich wie vorhin negativ, obwohl schwächer. Dies ist aber lange nicht immer der Fall, und wiederholt man lange den Versuch, bis die elektromotorischen Kräfte des Nerven Zeit gehabt abzunehmen, so wird man das Verhalten verändert finden in der Weise, dass der Sehnerv zuletzt positiv ist gegen den Bulbus. Bewegt man die Opticuselektrode weiter, so dass dieselbe die Eintrittsstelle selbst des Opticus berührt, so zeigt sich diese Stelle unter allen Umständen positiv gegen die fixirte Stelle des Bulbus. Oft ist die Grenze zwischen der positiven Eintrittsstelle und dem negativen Nerven sehr scharf, so dass der Strom bei der gradweisen Verschiebung der Opticuselektrode beim Ueberschreiten dieser Grenze plötzlich in die entgegengesetzte Richtung umschlägt.

Die Resultate, welche man erhält bei Ableitung einerseits vom Sehnerven und andrerseits vom Bulbus, haben indessen, wie

ich bereits hervorzuheben Gelegenheit hatte, keine entscheidende Bedeutung für die Frage nach dem elektromotorischen Gegensatze zwischen natürlichem Längsschnitte und Querschnitte. Ich habe in dem Vorangehenden die Anschauungsweise festzuhalten gesucht, dass die Retina wohl zu betrachten ist als ein zu dem Nervensysteme gehöriger Endapparat, hauptsächlich aus nervösen Elementen zusammengesetzt, dass sie jedoch ein ganz eigenthümliches Organ ist, welches sowohl in anatomischer als in physiologischer Hinsicht für sich betrachtet werden kann und muss, unabhängig von dem mit derselben zusammenhängenden Nerven, ganz analog mit dem, was bei dem Muskel geschieht. In gewisser Beziehung dürfte man mit demselben Rechte den Muskel wie die Retina zu dem peripherischen Endapparate des Nervensystems rechnen können.

In elektromotorischer Hinsicht habe ich die Analogie zwischen der Retina (resp. bulbus oculi) und dem M. gastrocnemius des Frosches festzuhalten gesucht. Diese Analogie bleibt vollständig, auch wenn man in beiden Fällen bei der Untersuchung den zugehörigen Nerven mitnimmt. Ein musculus gastrocnemius mit zugehörigem nervus ischiadicus verhält sich elektromotorisch vollständig analog zu einem bulbus oculi mit seinem zugehörigen nervus opticus.

Es ist sonst Niemandem eingefallen eine Untersuchung darüber anzustellen, wie sich der Ischiadicusnerv elektromotorisch zu dem Gastrocnemiusmuskel verhält. Weil nun diese beiden mit einander zusammenhängenden Organe jedes für sich elektromotorische Eigenschaften besitzt, so dürfte man sich schwerlich von vorneherein eine sichere Vorstellung bilden können über das Resultat, zu welchem eine solche Untersuchung führen würde, da man kein Gesetz kennt für die Spannungsunterschiede zwischen Punkten auf verschiedenen mit einander zusammenhängenden elektromotorischen Organen. Soviel dürfte man jedoch im voraus

vermuthen können, dass es für das Resultat nicht gleichgültig sein kann, welche Ableitungspunkte einerseits auf dem Nerven und andrerseits auf dem Muskel gewählt werden. Ein Punkt auf dem Nerven, im Falle dass er negativ ist gegen einen beliebigen Punkt der Oberfläche des Muskels, dürfte doch weniger negativ sein im Verhältniss zu einem Punkte des Achillesspiegels als zu einem Punkte des natürlichen Längsschnitts im oberen Theile des Muskels, weil ja der erstere selbst negativ ist im Vergleich mit dem letzteren. Ist diese Ueberlegung richtig, so dürfte auf dem Nerven ein Punkt gewählt werden können, welcher sich negativ verhält gegen den Längsschnitt, dafür aber positiv gegen den Querschnitt des Muskels. Dies trifft auch in der Wirklichkeit zu, wie ich mich durch hinreichend viele Versuche überzeugt habe.

Legt man ein gewöhnliches Ischiadicus-Gastrocnemius-Präparat auf eine Glasplatte mit der Tibialseite nach unten und den Nerven in der Richtung der Längsaxe des Muskels gestreckt, und untersucht man dann die elektromotorische Oberfläche des Präparats durch Ableitung z. B. von dem künstlichen Querschnitte des Nerven einerseits und einem beliebigen Punkte der Muskeloberfläche andrerseits, so erhält man verschiedene Werthe für den Spannungsunterschied je nach den verschiedenen Punkten auf dem Muskel, von welchen abgeleitet wurde. Da nun aber der absolute Werth der Spannung der verschiedenen Punkte veränderlich ist und nach verschiedenem Massstabe beim Nerven und beim Muskel zu variiren scheint, so wird das Resultat bei der eben genannten Ableitung unter verschiedenen Umständen sogar für dasselbe Paar von Punkten verschieden. Das Verhalten ist thatsächlich Folgendes: Ist der Muskelstrom stark oder wenigstens in seiner Stärke nicht unter dem Werth, welchen man als normal für einen frischen Muskel annehmen kann, so verhält sich der Querschnitt des Nerven negativ gegen den oberen Theil oder den natürlichen Längsschnitt des Muskels, dagegen positiv

gegen den natürlichen Querschnitt des Muskels (Achillesspiegel, Sehne). Verschiebt man die Muskelelektrode allmälig über verschiedene Punkte der Oberfläche von dem oberen bis zum unteren Ende des Muskels, so findet man alle Uebergänge, folglich auch Punkte, welche sich stromlos gegen den Querschnitt des Nerven verhalten. Leitet man wiederum von einem Punkte des Längsschnitts des Nerven näher oder entfernter von dem Querschnitte ab, so verhält sich dieser in derselben Weise, nur dass er schwächer negativ ist gegen den Längsschnitt und stärker positiv gegen den Querschnitt des Muskels ist und dies um so ausgesprochener, je entfernter von dem Querschnitte des Nerven der besprochene Punkt gewählt ist.

Bekanntlich nimmt der Strom des entblössten Muskels allmälig an Stärke ab und dies oft ziemlich schnell. Wenn man bei dieser Abnahme des Stromes mit der Ableitung von dem angegebenen Punkte fortfährt, so tritt früher oder später ein Moment ein, wo der Querschnitt des Nerven sich negativ zeigt gegen jeden beliebigen Punkt der Muskeloberfläche, folglich auch gegen jeden Punkt des natürlichen Querschnitts (Achillesspiegel, Sehne), natürlich jedoch in geringerem Grade als gegen Punkte des Längsschnitts. Es giebt oft Fälle, wobei das frisch bereitete Nervenpräparat dieselben Erscheinungen zeigt wie eben angegeben. Untersucht man in beiden Fällen den Muskelstrom allein durch Ableitung vom Längsschnitt einerseits und Querschnitt andrerseits, so zeigt sich derselbe verhältnissmässig schwach, etwa von derselben Stärke, wie der Retinastrom bei Ableitung von der Hornhaut einerseits und dem hinteren Theil des Bulbus andrerseits und unter den Umständen, wo der Opticusquerschnitt negativ ist gegen beliebige Punkte des Bulbus.

In beiden Fällen sind die Verhältnisse also vollkommen analog. Der Querschnitt des Ischiadicus ist negativ gegen jeden Punkt des Gastrocnemius, der Querschnitt des Opticus ist negativ gegen

jeden Punkt des Bulbus. Der Strom ist in beiden Fällen verhältnissmässig stark bei Ableitung vom oberen Theile des Gastrocnemius und vom Bulbus vor der zona ciliaris, verhältnissmässig und auch absolut sehr schwach bei Ableitung vom Achillesspiegel oder von der Sehne, und vom Bulbus hinter der zona ciliaris. Nur in einer Beziehung unterscheiden sich die beiden Präparate, darin nämlich, dass das frische Opticus-Bulbus-Präparat gewöhnlich sich ähnlich verhält, wie das schon eine Zeit lang in Anwendung gewesene Nerv-Muskel-Präparat, während das eine Zeit lang angewendete Opticus-Bulbus-Präparat sich wie das frische Nerv-Muskel-Präparat verhält. Dieser Unterschied scheint mir einfach auf dem verhältnissmässig verschiedenen zeitlichen Verlauf der Veränderungen, welche einerseits im Nerven und andrerseits im Muskel oder Bulbus stattfinden, zu beruhen.

Im Nerv-Muskel-Präparate scheinen diese Veränderungen schneller im Muskel, als im Nerven abzulaufen. Im Opticus-Bulbus-Präparate scheint das entgegengesetzte Verhalten stattzuhaben. Dieses Verhalten kann vielleicht darauf beruhen, dass der kurze Opticusnerv, welcher das Präparat viel weniger praktisch brauchbar macht, bei der Untersuchung verhältnissmässig grösseren mechanischen Insulten ausgesetzt gewesen ist, als es mit dem Ischiadicus der Fall sein könnte.

Diese Untersuchung, wobei der Nerv in den Versuchskreis hineingezogen wird, hat indessen überhaupt keine andere Bedeutung für die Ermittelung des Verhältnisses des Querschnitts und des Längsschnitts zu einander, als dass man damit auf einem und zwar einem unnöthigen Umwege sein Ziel zu erreichen versucht. Bei dem angegebenen Verfahren gewinnt man nämlich eine Vorstellung von dem Verhalten zwischen zwei Punkten des Bulbus oder des Gastrocnemius durch die successive Ermittelung des Verhaltens jedes derselben zu einem dritten. Ein weitaus leichterer Ausweg ist natürlich derjenige, wobei man die beiden Punkte

direkt unter einander vergleicht. Dies war es eben, was ich mit der angeführten Analogie zeigen wollte, um dadurch eine weitere Stütze für die Richtigkeit meiner Anschauungsweise zu geben.

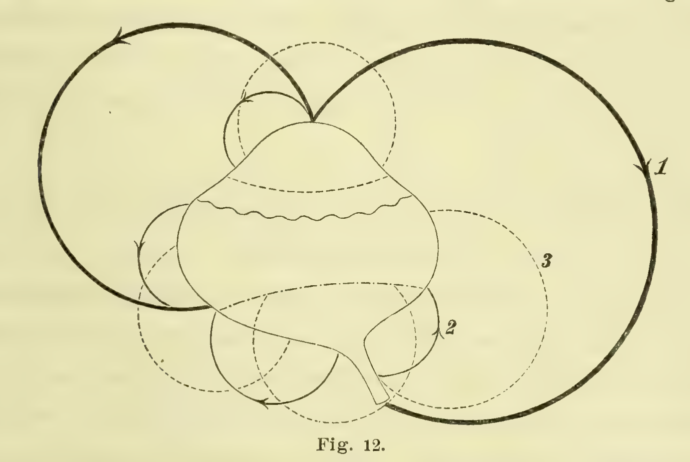


Fig. 12.

Fig. 12 stellt die im Vorhergehenden erörterten Ströme schematisch dar. Die Bezeichnungen dürften im Allgemeinen ohne weitere Erklärung verständlich sein. Nur Folgendes könnte ausdrücklich angezeigt werden. Die ausgezogenen Kreisbögen bezeichnen wirksame Anordnungen. Die Stärke der Linien giebt die relative Stärke der Ströme an. Die nicht ausgezogenen Bögen bezeichnen stromlose Anordnungen. Der mit 1 bezeichnete Bogen bedeutet *du Bois-Reymond*'s, der mit 2 *Holmgren*'s und der mit 3 bezeichnete *Hermann*'s Anordnung. Ein Blick auf dieses Schema überzeugt sofort davon, dass das Gesetz des Muskelstroms, so wie es von *du Bois-Reymond* formulirt ist, vollständig auch für die Retina gilt. Vorausgesetzt dass meine Anschauungsweise und meine Anwendung der Begriffe natürlichen Querschnitts und Längsschnitts auf die Elemente der Retina richtig ist, so ist auch hier ein Beispiel gefunden, welches zeigt, dass das Gesetz von *du Bois-Reymond* auch auf die Elemente des Nervensystems und seine Appendices Anwendung findet.

Durch das Vorstehende dürfte es als berechtigt erkannt werden, dass ich bei dem Beweise für die Gültigkeit des Gesetzes die Ströme ausgeschlossen, welche entstehen bei der Ableitung einerseits vom N. opticus und andrerseits vom Bulbus oculi, ebenso wie dass ich dem Strome, welcher bei Ableitung von zwei Punkten des Bulbus entsteht, den Namen Retinastrom vindicirt habe.

III. Ueber die Bewegungserscheinungen des Retinastromes.

Nachdem es sich gezeigt hat, dass die Retina elektromotorische Eigenschaften besitzt und dass ein daraus resultirender gesetzmässiger Strom von der Oberfläche des Bulbus abgeleitet werden kann, lag die Vermuthung nahe, dass dieser Strom bei der normalen Reizung der Retina durch Licht den Veränderungen unterliegen müsse, welche, wie *du Bois-Reymond* erwiesen hat, auch der Muskel- und Nervenstrom erfährt, wenn diese Organe in Erregung versetzt werden. Diese Vermuthung bewährt sich auch in der That, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

Die Ursache, warum man die hierher gehörigen Erscheinungen nicht früher entdeckt hat, kann ich in keinem anderen Umstande suchen als darin, dass man die Retina nicht als ein selbstständiges elektromotorisches Organ aufgefasst hat, sondern den nervus opticus mit in die Rechnung genommen hat. Ich halte es für höchst wahrscheinlich, dass bei mehr als einem Forscher der Gedanke entstanden ist, dass bei Lichtreizung auf die Retina eine Stromschwankung im Sehnerven stattfinde, und ich halte es für ebenso wahrscheinlich, dass mancher sich vorgenommen hat, durch direkte Versuche die Richtigkeit dieser Voraussetzung zu prüfen. Ich stelle mir nun vor, dass man unter solchen Umständen ohne Bedenken sein Präparat unter den Fischen gesucht hat, diejenigen

kaltblütigen Thiere, welche gerade einen langen und kräftig entwickelten Sehnerv besitzen. Eigenthümlich genug sind doch diese Thiere unter allen von mir untersuchten gerade die, welche sich am wenigsten zu diesem Zwecke brauchbar gezeigt haben und es ist nicht zu verwundern, dass man, wenn man mit diesen die Untersuchung anfängt, sofort die Versuche verlässt, als ohne Aussicht auf Erfolg.

Ich habe dagegen das Froschauge zu meinem ersten Untersuchungsobjecte gewählt und nichts ist in der That leichter als an diesem Präparate die fragliche Stromschwankung zu demonstriren, vorausgesetzt dass man die dazu nöthigen Apparate und dabei vor Allem ein hinreichend empfindliches Galvanometer zur Verfügung hat. Ein Nervenmultiplicator nach *du Bois-Reymond* oder noch besser eine *Wiedemann*'sche Spiegelbussole genügen zu diesem Zwecke vollkommen.

Mit Hülfe der *Wiedemann*'schen Bussole und der übrigen zu derartigen Untersuchungen nöthigen Apparate ist es mir gelungen, zu zeigen, dass eine Schwankung des Retinastromes die Lichtreizung der Retina begleitet bei allen den Thieren und zwar aus allen Klassen der Vertebraten, welche ich bisher zu dem Zwecke untersucht habe, mit Ausnahme der Fische, bei welchen ich noch nicht im Stande war so deutliche Erscheinungen dieser Art zu beobachten, dass ich darauf Behauptungen zu gründen berechtigt bin. Was nun wieder den Charakter dieser Schwankungen betrifft, wie er sich unter den vielen verschiedenartigen Umständen gestaltet, welche in Bezug auf Lichtreizung vorkommen können, so sind die Untersuchungen in vielen Hinsichten darüber noch nicht abgeschlossen, und ich beabsichtige darum mit dem Folgenden in Kürze nur die Grunderscheinungen anzugeben, welche ich bisher mit Sicherheit zu demonstriren im Stande war und auf welche die Untersuchungen, welche ich später mitzutheilen beabsichtige, sich stützen.

Da nun die Grunderscheinungen dieser Schwankungen bei verschiedenen Thieren sich etwas verschieden verhalten und da die Umstände, womit deren Demonstration zusammenhängt, etwas verschieden sind, so ziehe ich es vor, in dieser Hinsicht die Repräsentanten der verschiedenen Thierklassen je für sich zu erörtern.

Unter den nackten Amphibien ist der Frosch der Hauptrepräsentant. In vieler Hinsicht ist er auch überhaupt das beste Versuchsthier. Wie ich schon früher hervorgehoben, hat man beim Frosche den Vortheil, dass man mit dem abgetrennten Auge experimentiren kann. Der Strom hat mässige Stärke und die Schwankungen sind hinreichend gross und deutlich. Mit diesem Präparate kann man oft stundenlang arbeiten, ehe die Schwankung aufhört, sich bei der Lichtreizung zu zeigen. Die Grunderscheinung dieser Schwankung lässt sich folgendermassen kurz ausdrücken: wenn Licht auf die im Dunkeln gehaltene Retina fällt oder von der beleuchteten entfernt wird, zeigt der Retinastrom eine Schwankung in positiver Richtung. Dasselbe trifft auch zu, wenn das Licht bei fortwährender Beleuchtung des Auges in seiner Intensität schnellen Wechselungen unterliegt. Die nähere Bestimmung des Zeitintervalls der Entstehung der Stromschwankung nach dem Einfallen oder Wegfallen des Lichts, ebenso wie der Verlauf der Schwankung und das Verhalten des Stromes bei fortdauernder Beleuchtung oder anhaltendem Dunkel sind lauter Detailfragen, zu deren Beantwortung ich später zurückzukommen beabsichtige, in dem Maasse als die Untersuchungen darüber vollendet werden. Dasselbe gilt von der Reizung mit Licht von verschiedener Wellenlänge und verschiedener Intensität. Nur das kann schon hier bemerkt werden, dass die Stromschwankung ein sehr empfindliches Reagens ist, auch für kleine Variationen der Intensität des reizenden Lichtes und dass die Excursion des Magnets innerhalb gewisser Grenzen proportional zu sein scheint den Differenzen der Lichtstärke.

Was also in Bezug auf die angegebene Grunderscheinung zuerst zu bemerken ist, ist der Umstand, dass Stromschwankung sowohl beim Einfallen des Lichts auf die Retina als beim Wegfallen desselben auftritt. Diese Thatsache erinnert an die Wirkung des galvanischen Stromes auf den Nerven bei der Schliessung und Oeffnung oder bei schnellen Intensitätsänderungen desselben. Ich fühle mich auch geneigt, den Vergleich noch weiter auszuführen, stehe aber vorläufig davon ab.

Weiter ist zu bemerken, dass die in beiden Fällen entstehende Schwankung hier in derselben Richtung abläuft. Die Veränderung in dem elektromotorischen Verhältnisse der Retina, welche entsteht, wenn Licht in das Auge dringt, ist, soweit man durch den Bussolmagnet davon unterrichtet werden kann, von genau derselben Beschaffenheit mit derjenigen, welche eintritt, wenn der Zutritt des Lichts wieder von dem Auge abgesperrt wird. Dies ist jedoch, soweit ich bisher habe erfahren können, eine Eigenthümlichkeit für das Froschauge, welche ohne eine einzige Ausnahme regelmässig vorgekommen in den Hunderten von mir untersuchten Fällen, welche ich aber bei keinem andern der von mir auf diese Erscheinungen bisher untersuchten Thiere gefunden habe.

Es war indessen nur diese Erscheinung der Stromschwankung (Actionsströme), auf welche ich in meiner früheren Publication über diesen Gegenstand das Hauptgewicht legte. Sie behält auch fortwährend in erster Linie unser Interesse. Es mag hier bemerkt werden, dass diese Stromschwankung die constanteste unter allen hierher gehörigen Erscheinungen bleibt. Sie behält fortwährend ihre absolute Richtung, wenn auch der abgeleitete Strom bei allmäliger Abnahme der Stärke zuletzt in die entgegengesetzte Richtung übergeht, sie bleibt also z. B. beim Frosche immer positiv gegen die Stromesrichtung, welche wir oben als die gesetzmässige angegeben haben. Ich habe schon bei der oben erwähnten früheren Gelegenheit den möglichen Einwand zur Erwiderung auf-

genommen, dass die beobachtete Stromschwankung ausschliesslich oder zum Theil von den im Bulbus eingeschlossenen Muskeln herrühren könnte. Ich suchte dann den Muskelstrom auszuschliessen, dabei von der Beobachtung von *Bidder* ausgehend, nach welcher bei starker Curarevergiftung die Pupille beim Frosche im dilatirten Zustande beharrt, was ja auf eine Lähmung des sphincter pupillæ deutet. Diese Annahme ist indessen nicht stichhaltig; und wenn also die Stromschwankung ebenso gut mit als ohne Curarevergiftung eintritt, so beweist das nicht, dass dieselbe in der Retina allein ihren Ursprung hat. Es hat sich nämlich bei näherer Untersuchung gezeigt, dass die Pupille auch bei Curarevergiftung für einfallendes Licht empfindlich ist, es sei dass der Versuch an dem Auge in situ oder an dem herausgenommenen ausgeführt wird. Die Beweglichkeit der Pupille des ausgeschnittenen Auges ist eine an und für sich sehr interessante Erscheinung, welche noch heute nicht endgültig zu erklären ist. Nehmen wir nämlich an, dass die Elemente der Retina die im Auge einzig lichtempfindlichen sind, und es fällt schwer eine andere zu machen, so folgt daraus, dass die Bewegungen der Pupille als Reflexbewegungen betrachtet werden müssen. In diesem Falle muss aber das Centrum dieses Reflexes im Auge selbst seinen Platz haben und man könnte die Irisbewegungen als Maass der Empfindlichkeit der Retina für Licht verschiedener Intensität benutzen. Zu dieser Frage werde ich später zurückkommen[1]).

Bisher ist es mir wenigstens nicht gelungen ein Mittel zu finden, um bei dem frischen und übrigens gesunden Froschauge den Bewegungsapparat der Iris zu lähmen und denselben bei Intensitätsänderungen des auf die Retina fallenden Lichts unbeweglich zu halten. Bevor man also in Bezug auf die positive Schwankung des vom Auge abgeleiteten Stromes ein bestimmtes Urtheil

---

[1]) Die in meinem Laboratorium später von *Edgren* ausgeführte Arbeit hat diese Frage ausführlicher behandelt. *D. Verf.*

fällt, muss man überlegen, wann überhaupt und bis zu welchem Grade der Bewegungsmechanismus der Iris dabei einen Einfluss ausübt.

Bevor ich die für diese Frage entscheidenden Versuche anführe, will ich auch in Bezug auf den Accommodationsmuskel dasjenige erörtern, was hiermit im Zusammenhange in Betracht zu ziehen ist. Ich glaube nämlich annehmen zu müssen, dass der Frosch aller Wahrscheinlichkeit nach eines Accommodationsmuskels entbehrt, oder wenn derselbe überhaupt vorhanden ist, er wenigstens von so untergeordneter Bedeutung und so wenig entwickelt ist, dass er hierbei kaum berücksichtigt zu werden braucht. Zu dieser Ueberzeugung bin ich durch meine Untersuchungen auf drei verschiedenen Wegen gekommen.

1. Mit dem Ophthalmometer ist es mir weder bei dem herausgenommenen noch bei dem in situ untersuchten Auge gelungen eine Spur der Veränderung der Grösse des vorderen *Sanson*'schen Linsenbildes zu entdecken. Ich habe mich dabei des direkten Sonnenlichtes bedient und dabei das Sonnenbild auf die vordere Linsenoberfläche theils direkt und theils durch ein schwach brechendes Prisma aufgeworfen.

2. Der Augenspiegel hat ebenso wenig ein positives Resultat in dieser Hinsicht gegeben. Auch mit diesem Hülfsmittel ist es mir nicht gelungen die geringste Veränderung in dem Brechungsvermögen der Augenmedien zu entdecken, welche Veranlassung geben könnte zur Annahme des Vorhandenseins eines Accommodationsapparates. Das Froschauge scheint in der Luft hypermetropisch zu sein und es braucht ein accommodationsloses emmetropisches Auge, um dessen Grund unter den gewöhnlichen Bedingungen zu sehen, der Regel nach eine Convexlinse Nr. 5—10. Es liegen dann die Hyaloideagefässe in dem Vordergrunde des beleuchteten Gesichtsfeldes und man kann sogar darin die Strömungsbewegung der Blutzellen wahrnehmen.

3. Die mikroskopische Untersuchung hat mich zu demselben Schlusse in Bezug auf den Accommodationsmuskel geführt. Schnitte von dem in Chlorpalladiumlösung gehärteten Auge gaben dazu recht gute Präparate. Auch nach anderen Methoden bereitete Präparate haben mir negative Resultate gegeben.

Es mag gern zugegeben werden, dass die Untersuchungen, welche ich nach allen den drei erwähnten Richtungen angestellt habe, nicht völlig erschöpfend und beweisend sind. Ich habe auch hier damit nur die Resultate andeuten wollen, zu welchen ich bis jetzt vorläufig gekommen bin. Stelle ich damit den Umstand zusammen, dass es, so weit es mir bekannt ist, Niemandem bisher gelungen ist, einen Accommodationsmuskel beim Frosche zu demonstriren, so muss ich dessen Vorhandensein vor der Hand in Zweifel ziehen.

Es mag sich nun damit verhalten wie es wolle, so findet doch bei Reizung der Retina mit Licht eine Stromschwankung statt, welche unabhängig ist von der An- oder Abwesenheit von Muskeln, sei es in der Iris oder in der Region, wo der Accommodationsmuskel seinen Verbreitungsbezirk zu haben pflegt. Entfernt man nämlich durch einen Schnitt, z. B. mit der Scheere, die vordere Hälfte des Bulbus, und leitet man dann vom Innern und Aeussern des Uebriggebliebenen den Strom ab und beleuchtet und verdunkelt man endlich abwechselnd das Innere des schaalenförmigen Präparats, so tritt in beiden Fällen die positive Stromschwankung auf, welche ich als charakteristische Grunderscheinung angegeben habe. Diese Erscheinung kann nun keine andere Quelle haben als die Processe, welche als Folgen des Lichtreizes in der Retina entstehen. Dass übrigens die Bewegungen der Irismuskeln und davon herrührenden Veränderungen, deren Gesammtstrom einen Einfluss auf das Hauptresultat bei unverletztem Bulbus haben, dürfte keinem Zweifel unterliegen; ich halte mich aber von jeder eingehenden Untersuchung darüber vorläufig fern und

beschränke mich nur darauf, eine weitere Stütze für die Behauptung anzuführen, dass die beobachtete positive Schwankung von einer durch die Lichtwirkungen hervorgerufenen Veränderung in der Retina herrührt.

Diese Stütze ziehe ich aus der Beobachtung, dass die besprochene positive Schwankung mit den sichtbaren Irisbewegungen zeitlich nicht zusammenfällt, sondern denselben vorausgeht. Es vergeht zwar eine messbare Zeit zwischen der Reizung und dem Auftreten der Schwankung, doch beschränkt sich diese Zeit wenigstens auf eine Sekunde oder Bruchtheile davon, während die Pupille, um von dem Zustande der Dilatation das Maximum der Contraction jeweilig zu erreichen, in der Regel etwa eine halbe Minute braucht, und um wieder von der Contraction bis zur völligen Erweiterung zurückzukommen, oft 5—10 Minuten. Daraus dürfte man schon schliessen können, dass die erste nach der Reizung eintretende Stromesänderung ausschliesslich von der Retina herrührt.

Hinzugefügt kann auch werden, wenn es überhaupt nöthig ist, theils der negative Beweis, dass die fragliche Schwankung niemals zu beobachten war an einem Präparate, aus welchem die Retina entfernt war und theils der positive, dass es mir mitunter, wenn auch lange nicht immer, gelungen ist, dieselbe Schwankung an der isolirten Retina selbst zu demonstriren.[1]

An den Veränderungen des Stromes, welche nach der ersten Schwankung auftreten, nehmen aller Wahrscheinlichkeit nach die Muskeln Theil. Ueber die Einzelheiten dabei habe ich vor der Hand die Gelegenheit nicht, ein sicheres Urtheil zu fällen, weil

---

[1]) Beobachtungen der letzten Art sind in dem Originale nicht angeführt. Bei der Revision meiner Versuchsprotokolle habe ich jedoch ein Paar ältere Beobachtungen dieser Art notirt gefunden, ebenso wie ich die Richtigkeit derselben durch neue Versuche habe bestätigen können. Die näheren Bedingungen des Gelingens oder Nichtgelingens solcher Versuche habe ich doch vor der Hand nicht weiter verfolgt. *Der Verfasser.*

ich, wie oben bemerkt, kein Mittel gefunden habe, mit sonstiger Beibehaltung der Integrität des Auges, die Muskeln unbeweglich zu halten.

Die Schwankung des Retinastromes beim Frosche bei Lichtreizung der Retina dürfte aus dem Angeführten als eine hinreichend gestützte Thatsache angesehen werden müssen. Sie ist bei einfallendem und bei wegfallendem Lichte in beiden Fällen positiv gegen die als gesetzmässig oben angenommene Richtung des Retinastroms.

Unter den Reptilien habe ich Gelegenheit gehabt, bei einer Schlange (Vipera Berus) die Retinaströme zu beobachten. Die Augen dieses Thieres sind verhältnissmässig sehr klein, geben aber doch isolirt von dem übrigen Körper einen relativ starken und anhaltenden Strom in gesetzmässiger Richtung. Dieser Strom zeigt auch bei Lichtreizung die beim Frosche beobachtete Schwankung, welche aber bei einfallendem Lichte negativ ist, bei wegfallendem dagegen positiv.

Unter den Säugethieren habe ich das Kaninchen, den Hund und die Katze auf den Retinastrom untersucht. Bei allen diesen Thieren ist die Grunderscheinung der Stromesschwankung wesentlich dieselbe wie bei der Schlange, nämlich bei auf die Retina einfallendem Lichte eine negative und bei wegfallendem eine positive Schwankung, der ruhende Strom in der gesetzmässigen Richtung vorausgesetzt. Lässt man das Licht im ersteren Falle fortwährend auf die Retina einwirken, so folgt in der Regel nach der ersten negativen Schwankung ein allmäliger Zuwachs des Stromes in positiver Richtung und umgekehrt, wenn das Auge im letzteren Falle, also nach dem Wegfallen des Lichtes fortwährend im Dunkeln gehalten wird, so tritt nach der ersten positiven Schwankung eine allmälige Abnahme des Stromes in negativer Richtung ein. Dieses wird hier nur im Vorbeigehen bemerkt und spare ich übrigens alle Einzelheiten in Bezug auf das Ver-

halten des Stromes nach der ersten schnellen Schwankung zu einer späteren Gelegenheit auf.

Bei dem Kaninchen ist es natürlich noch wichtiger als beim Frosche in Betracht zu nehmen, welche Einwirkung die intraocularen Muskeln auf die Veränderungen des abgeleiteten Stromes ausüben können. Hier giebt es unzweifelhaft Muskeln und dass dieselben in der That einen Strom geben, ist schon bei der Erörterung des ruhenden Retinastromes angegeben. Dass hier auch Veränderungen des Stromes mit den Bewegungen der Muskeln parallel laufen, ist sehr leicht nachzuweisen. Es ist, wie ich erfahren zu haben glaube, eine sehr gewöhnliche Erscheinung bei curarisirten Thieren in der Periode der Vergiftung, wo die Lähmung der Bewegungsnerven für die Skeletmuskeln noch nicht vollständig entwickelt ist, oder wo bei schwacher Vergiftung und fortgesetzter künstlicher Athmung das Bewegungsvermögen zurückzukehren anfängt, dass die Irismuskeln in abnorme Bewegung gerathen, so dass der Dilatator und der Sphincter abwechselnd die Ueberhand bekommen, wodurch die Pupille abwechselnd verengert und erweitert wird. Bei diesen Oscillationen der Pupille zeigt sich auch eine entsprechende Unstätigkeit des von dem Auge abgeleiteten Stromes, welcher in dem Grade regelmässig und getreu die Bewegungen der Iris abspiegelt, dass man nach einiger Uebung aus den Bewegungen des Bussolemagnetes den Moment bestimmen kann, wo die Pupille sich erweitert oder verengert. Weiter kann man sich von dem Einflusse der Irismuskeln auf die Stromschwankungen dadurch überzeugen, dass man den Halssympathicus reizt, während gleichzeitig der Strom des entsprechenden Auges zu der Bussole abgeleitet ist. Im Momente, wo die Pupille durch die Sympathicusreizung sich dilatirt, findet auch eine entsprechende Aenderung des Stromes statt.

Diese von den arbeitenden intraocularen Muskeln herrührende Stromschwankung würde sehr störend auf die Beobachtung über

die Bewegungserscheinungen des Retinastromes wirken, und zu jeder Zeit zweifelhaft machen, ob man es nicht mit den Schwankungen der Muskelströme zu thun hätte auch in den Fällen, wo keine sichtbare Bewegung der Augenmuskeln zu entdecken ist, wenn nicht glücklicherweise die von den letzteren herrührende Schwankung eine im Vergleich mit derjenigen des Retinastromes entgegengesetzte Richtung hätte. In der That verhält sich nun die Sache in der Weise, dass wenn die Pupille sich verengert, entsprechend dem Eintritte des Lichtes auf die Retina, die von den Muskeln herrührende Schwankung des Stromes positiv ist im Verhältniss zu dem vom Auge abgeleiteten gesetzmässig gerichteten Retinastrome, und dagegen negativ bei der Erweiterung der Pupille, entsprechend dem Wegfallen des Lichtes aus dem Auge.

Um nun aber bei Versuchen an dem in seinem natürlichen Zusammenhange mit dem Körper befindlichen Auge möglichst ungestört die Bewegungserscheinungen des Retinastromes beobachten zu können, ist es nöthig, den störenden Einfluss des Muskelstroms womöglich zu beseitigen. Dieser Zweck wird natürlich durch Aufhebung aller Bewegungen der intraocularen Muskeln am sichersten erreicht. Ob dieses durch starke Curarevergiftung allein bezweckt werden kann und ohne dass dabei andere Uebelstände entstehen, bin ich nicht im Stande, sicher zu entscheiden. In dem Atropin und dem Calabar besitzt man jedoch bekanntlich zwei Mittel, die Iris unbeweglich zu machen, sei es in dilatirtem oder in contrahirtem Zustande der Pupille, was für unseren Zweck ganz gleichgültig sein kann. Ich habe bisher bei meinen Versuchen das Atropin benutzt.

Das Atropin scheint bei verschiedenen Individuen und unter verschiedenen Umständen einigermassen verschiedene Wirkung zu haben. In den Conjunctivalsack beim Kaninchen eingetropft, verursacht es der Regel nach eine ziemlich starke Pupillenerweiterung, welche verschieden lange anhält. Fängt man nun,

während der Dauer der Pupillenerweiterung, an, die Bindehaut und den Musculus rectus superior wegzupräpariren, so geht die Pupille zu einem mässigen Grade der Contraction zurück. Wenn dieses eingetroffen ist, ist es mir nicht wieder gelungen, dieselbe mit Hilfe von Atropin in dilatirten Zustand zu bringen, es sei, dass ich wiederholte Quantitäten in den Conjunctivalsack eingeführt oder in die vorderen Augenkammern eingespritzt habe. Indessen scheint es zwar, als ob die Pupille unter diesen Umständen unbeweglich und somit keine Einmischung von den Stromesschwankungen der Irismuskeln zu befürchten wäre. Jedoch ist es äusserst schwierig, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Pupille völlig unbeweglich sei oder nicht und folglich, ob die Bewegungserscheinungen des Retinastromes unter diesen Umständen absolut rein zum Vorschein kommen oder nicht. Es sei aber damit wie es wolle, die Grunderscheinung der Schwankung des Retinastromes steht doch als sichere Thatsache fest. Dies zeigt sich am besten, wenn man das Auge herausnimmt, den vorderen Theil des Bulbus wegpräparirt und den Strom zwischen dem Inneren und dem Aeusseren ableitet, es sei von dem ganzen hinteren Abschnitte des Bulbus oder von einem Fragmente davon. Dieser Strom zeigt, wenn Licht auf die Retina fällt oder davon abgeschlossen wird, eine wenn auch schwache und flüchtige Schwankung nach der oben angegebenen Regel.

Die Stromesschwankung vom Auge des Hundes verhält sich wesentlich gleich der des Kaninchens, ist also negativ bei einfallendem, positiv bei wegfallendem Lichte. Dagegen soll bemerkt werden, dass das Atropin bei diesem Thiere oft eine entscheidende Wirkung übt, so dass die Pupille bei Injection der Atropinlösung auch, nachdem die für das Anlegen der Elektroden nöthige Präparation gemacht worden ist, unbeweglich in stark dilatirtem Zustande beharrt! Man kann am Bussolemagneten den Moment bemerken, wo dieser Stillstand im Erweiterungs-

zustande eingetreten ist. Dann hören die hin- und zurückgehenden kleinen Bewegungen derselben auf, welche sonst die entsprechenden Oscillationen der Pupillenweite abspiegeln, und die Schwankungen des Retinastromes treten rein und deutlich hervor. Indessen ist diese Atropinwirkung nicht constant. Die Ursache davon kann vor der Hand nicht näher angegeben werden, sowie der Bewegungsmechanismus der Iris überhaupt meiner Meinung nach einen Gegenstand darstellt, welcher in mehrfacher Beziehung einer näheren Aufklärung bedarf. Ich komme vielleicht bei einer späteren Gelegenheit zu diesem Gegenstande zurück. In den Fällen, wo Atropin Bewegungslosigkeit der Pupille bewirkt, es sei nun in vollständigem oder mehr oder weniger geringgradigem Erweiterungszustande, ist diese Wirkung doch gewöhnlich nicht langdauernd, sondern nach einiger Zeit tritt eine merkliche Beweglichkeit wieder ein. Man lernt indessen, wie gesagt, aus den Bewegungen des Magneten die von den Bewegungen der Pupille herrührenden Erscheinungen bald erkennen. Wenn von zwei Beobachtern der eine auf den Magneten und der andere auf die Iris seine Aufmerksamkeit richtet, so geschieht es oft, dass sie beide gleichzeitig den Augenblick angeben, wo die erwähnte Beweglichkeit wieder eintritt.

Was nun in Bezug auf das Hundeauge gesagt worden ist, gilt auch im Wesentlichen für das Auge der Katze. Bei diesen beiden Thierarten gelingt es auch ebenso gut wie beim Kaninchen, die Schwankung des Retinastromes an Bruchstücken des hinteren Theils des Bulbus zu demonstriren.

Unter den Vögeln habe ich bis jetzt hauptsächlich diese Untersuchungen bei Hühnern verfolgt. Diese Untersuchungen sind an dem lebenden im Zusammenhang mit dem übrigen Organismus gebliebenen Auge, unter starker Curarevergiftung und fortgesetzter künstlicher Athmung ausgeführt. Dass Operationen an Vögeln bei künstlicher Athmung etwas ganz neues seien, will

ich gewiss nicht behaupten, weil ich mich keiner Angabe darüber augenblicklich erinnern kann; doch sei es mir wenigstens erlaubt zu bemerken, dass ein solches Verfahren ebenso leicht, wenn nicht leichter als bei Säugethieren ist. Ich habe nur die dabei angewendete Trachealcanüle mit einem einfachen Zusatze versehen, welcher die Canüle um den Hals befestigt und dieselbe sich zu drehen verhindert, was bei dem langen und beweglichen Halse mit der lose angehefteten Trachea dieser Thiere sehr vortheilhaft ist.

Was nun die Anlegung der Elektrode betrifft, so geschieht dieselbe nach demselben Principe wie bei den Säugethieren. Man muss aber hier der eigenthümlichen Form des Vogelauges zufolge sich tiefer durch die Theile des Cranium hinein arbeiten, um hinter die breite zona ciliaris zu kommen und dort für die hintere Elektrode den geeigneten Platz zu finden. Dies hat nun zwar keine besondere Schwierigkeit, um so weniger als die Knochen dünn sind und einer etwa entstehenden Blutung wegen der verhältnissmässig schnellen Gerinnung des Blutes leicht zuvorzukommen ist.

Werden nun die Elektroden in gewöhnlicher Weise angelegt, die eine am hinteren Theile des Bulbus und die andere an der Hornhaut, so zeigen sie einen Strom in der früher angegebenen Richtung an. Jedoch ist es, wie eben angedeutet, dabei nöthig, dass die hintere Elektrode hinreichend weit nach hinten geschoben wird; denn so lange die Ableitung von der breiten zona ciliaris geschieht, ist der Strom umgekehrt, d. h. die Cornea negativ. Fällt nun Licht auf die Retina ein, so zeigt sich eine Stromesschwankung in negativer Richtung, fällt es aber wieder weg, so tritt ebenso eine positive Schwankung auf. Ist die Pupille fortwährend beweglich, so zeigen sich auch mit deren Bewegungen parallel laufende Stromesschwankungen ebenso wie bei den Säugethieren, nämlich in positiver Richtung bei Verengung

und in negativer bei Erweiterung der Pupille. — Als Mittel, um bei den Vögeln die Irisbewegung aufzuheben und die Pupille im stetigen Erweiterungszustande zu halten, taugt, wie es allgemein angegeben wird, das Atropin nicht. Meine Erfahrung widerspricht auch dieser Angabe nicht. Dagegen scheint Curare in starker Dosis ein wirksames Mittel zu sein, um dieses Resultat zu erhalten. Wenigstens ist in den zwar nicht allzu vielen Fällen, welche ich bisher zu beobachten Gelegenheit gehabt habe, die Pupille unter den angegebenen Umständen in starker Erweiterung geblieben, wobei die Schwankung des Retinastroms deutlich und stärker hervorgetreten ohne Einmischung der Irisströme.

Die Vögel scheinen also im Allgemeinen sehr brauchbar zu sein zu Versuchen dieser Art, um so eher als die feste Sclerotica derselben verhältnissmässig gröbere mechanische Eingriffe zulässt ohne lästige Wirkungen auf die Retina. Auch beim Vogelauge lässt sich also sowohl der ruhende Retinastrom als die Stromschwankung bei Lichtreizung aufweisen und zwar mitunter mit den hier nicht weiter erörterten Details schärfer ausgesprochen als beim Frosche. Diese Erscheinungen lassen sich auch beim Vogelauge in derselben Weise wie beim Säugethierauge an ausgeschnittenen Bruchstücken des hinteren Bulbus nachweisen. Die Stromschwankung ist also mit Sicherheit nachgewiesen bei Amphibien, Reptilien, Säugethieren und Vögeln.

Was nun die Fische betrifft, so habe ich bisher Versuche angestellt mit dem Hechte (Esox lucius), Flussbarsch (Perca fluviatilis), Bley (Abramis Aspius) und Quappe (Leng Lota vulgaris). Bei eben gefangenen, vollkommen lebendigen Fischen habe ich mit möglichster Schnelligkeit die Augen herauspräparirt und untersucht. Ein Paar Mal hat es sich dabei gezeigt, dass ein Ausschlag des Magneten erfolgt beim Einfallen des Lichts auf die Retina oder beim Wegfallen desselben; die Erscheinung war aber so undeutlich, flüchtig und unregelmässig, dass ich darauf kein

Urtheil stützen kann. Dagegen ist es mit den von mir angewendeten Methoden und Hülfsmitteln unter denselben Umständen wie beim Froschauge unmöglich gewesen, die geringste Spur von Stromschwankung beim Fischauge zu erhalten, obschon der ruhende Strom hinreichend kräftig gewesen. Es soll erwähnt werden, dass ich, um die natürlichen Verhältnisse beim Lichteintritte ins Auge möglichst getreu nachzuahmen, dasselbe nicht direkt aus der Luft, sondern zuerst durch eine etwa zwei Zoll mächtige Schicht von Wasser oder 0,5 procentiger Kochssalzlösung habe einfallen lassen. Das Resultat, welches meine Untersuchungen über die Stromschwankung des Fischauges bisher ergeben haben, ist also negativ. Damit will ich nicht das Vorkommen derselben überhaupt leugnen und es lässt sich in der That schwerlich annehmen, dass eine Erscheinung, welche in den übrigen Thierklassen der Vertebraten regelmässig vorkommt und welche allem Anscheine nach in naher Beziehung mit der physiologischen Function der Retina steht, bei den Fischen ausnahmsweise vermisst werden sollte. Ich muss also annehmen, dass es mir noch nicht gelungen ist in den Kreis meiner Versuchsmethoden die nöthigen Bedingungen für das Hervortreten derselben einzuführen.

Fassen wir nun die im Vorhergehenden angeführten Thatsachen zusammen, so geht daraus hervor, dass eine elektrische Stromschwankung in der Retina stattfindet jedesmal, wenn Licht und Dunkel in derselben wechselt, oder wenn die Beleuchtung überhaupt einem schnellen Wechsel der Intensität unterliegt, die letztere innerhalb gewisser Grenzen zu- oder abnimmt; ebenso wie, dass diese Thatsachen für alle Klassen der Vertebraten, die Fische allein ausgenommen, festgestellt sind.

Selbstverständlich habe ich mich davon überzeugt, dass diese Erscheinung von Wirkungen herrührt, welche im Auge wirklich von dem L i c h t e und nicht etwa von der Erwärmung der Retina oder der Elektroden, noch durch Einwirkung irgend eines anderen

Theils des Apparates hervorgerufen werden. Aus den nur vorläufigen Untersuchungen über die Wirkung der verschiedenen Lichtarten auf die Froschretina, welche ich bisher anzustellen die Gelegenheit gehabt habe, scheint es unzweifelhaft, dass die ultrarothen Strahlen unwirksam sind, am wirksamsten dagegen die mittleren Strahlen im Spectrum, und endlich dass auch die ultravioletten Strahlen weit ausserhalb des gewöhnlich sichtbaren Endes des Spectrum die Stromschwankung hervorrufen. Der Schluss, dass es hier sich wirklich um Lichtreizung auf die Retina handelt, wofür die Stromschwankung einen unmittelbaren Ausdruck darstellt, dürfte nicht als voreilig angesehen werden. Die Stromschwankung spiegelt also gleichsam den Erregungsvorgang im Organe ab und stellt das bis dahin nicht aufgewiesene functionelle Zwischenglied zwischen den Lichtbildern auf der Retina und der Lichtempfindung im Gehirne dar. Schliesst man hier unmittelbar aus den Bewegungen des aperiodischen Bussolmagneten auf die Veränderungen des Stromes und daraus mittelbar auf die Reaction der Nervenelemente der Retina gegen den Lichtreiz, so findet man eine fundamentale Uebereinstimmung mit der Reactionsweise anderer bekannter Nervenapparate gegen Reize überhaupt. Benutzt man hierbei die Bewegungen des Magneten, sowie man die Bewegungen des Muskels benutzt bei der Reizung des motorischen Nerven mit dem galvanischen Strom, so findet man im letztern Falle beim Schliessen und Oeffnen des Stromes durch den Nerven (natürlich innerhalb gewisser Grenzen der Stromstärke) eine Zuckung und im vorigen Falle beim Eintritt des Lichtes auf die Retina oder dessen Verschwinden davon eine charakteristische Bewegung des Magneten; resp. in beiden Fällen bei schnellen Intensitätsänderungen des bezüglichen Reizmittels.

Es ist schon oben bemerkt, dass die Stromschwankung bei einfallendem Lichte in der negativen Richtung geht bei den

Augen aller untersuchten Thiere, welche eine Stromschwankung überhaupt zeigen, mit alleiniger Ausnahme des Frosches, und bei wegfallendem Lichte in positiver Richtung bei allen Thieren ohne Ausnahme. Der Frosch steht also in dieser Hinsicht allein. Den Grund dazu kann ich nicht angeben. Die Versuche sind in allen Fällen in derselben Weise ausgeführt worden, nur mit der Beschränkung, dass ich hauptsächlich mit ausgenommenen Froschaugen gearbeitet habe, während die Augen der übrigen Thiere dagegen hauptsächlich in situ untersucht worden sind. Dieser Umstand kann aber doch nicht die Schuld tragen. Ich habe nämlich ebenfalls an ausgenommenen Augen der übrigen Thiere die Stromesschwankung unverändert gefunden, wie am Auge in situ, ebenso wie ich die Stromesschwankung des Froschauges ebenso in situ gefunden habe, wie wenn es herausgenommen war. Untersucht man das Froschauge in der natürlichen Lage, so kann man die Ableitung bewerkstelligen einerseits von der Hornhaut und andrerseits von dem hinteren Theile des Bulbus oder von der Haut einer anderen Gegend des Körpers. Im letzteren Falle erhält man natürlich in dem Kreise Ströme aus mehreren Quellen, und es ist nicht möglich, von vorneherein die Richtung des resultirenden Stromes zu berechnen. Dies ist jedoch gleichgültig; denn die Schwankung, welche bei der Lichtreizung von der Retina entsteht, findet, wie schon erwähnt, immer in der Richtung von der Cornealelektrode durch den Bussolkreis statt.

Eine andere Verschiedenheit zwischen dem Froschauge und den Augen der anderen untersuchten Thiere bezieht sich auf die intraocularen Muskeln. Aber auch nicht daraus kann die Verschiedenheit in Bezug auf die Stromschwankung erklärt werden, und zwar weil ja dieselbe bei allen Thieren sich in derselben Weise kund giebt unabhängig von der Gegenwart oder der Abwesenheit der Muskeln. Eine etwa vorhandene Eigenthümlich-

keit der Retina selbst, welche diese Verschiedenheit zu erklären im Stande wäre, weiss ich nicht anzugeben.

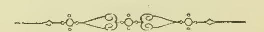
Möglicherweise wird sich diese Schwierigkeit lösen im Zusammenhange mit der Erklärung der Schwankung selbst oder der des Retinastromes überhaupt. Eine solche Erklärung zu geben, will ich hier nicht versuchen. Im Streite zwischen den verschiedenen Theorien mag der Retinastrom so wie andere damit gleichartige Erscheinungen von den Streitenden dazu benutzt werden, um die eine oder die andere Ansicht zu vertheidigen. Ich begnüge mich vorläufig damit, das Vorhandensein desselben nachgewiesen zu haben. Bezüglich der Bewegungserscheinungen des Retinastromes habe ich in dem Obigen lange nicht alles angeführt, was schon angeführt werden könnte. Ausserdem bin ich mit meiner Arbeit darüber fortwährend beschäftigt und neue Versuchspläne warten noch auf die Ausführung. Ich habe hier nur kurz die wichtigsten Hauptmomente dieser neuen Erscheinung erwähnen wollen und beabsichtige bei einer späteren Gelegenheit darauf zurückzukommen. Als ich zum ersten Male über diesen Gegenstand berichtete, lenkte ich die Aufmerksamkeit auf die Anwendbarkeit der entdeckten Schwankungserscheinung, um darauf eine Methode zu begründen für Untersuchungen über die Lichtwirkungen auf die Retina überhaupt. Wie man bezüglich des motorischen Nerven zwei Wege hat, um über die Processe Nachricht zu bekommen, welche innerhalb des Nerven vor sich gehen, oder wie man gleichsam zwei verschiedene Signalapparate für diese Processe zu seiner Verfügung hat, nämlich den Galvanometermagneten und den Muskel, so besitzt man auch für die entsprechenden Processe in der Retina zwei Signalwerkzeuge, nämlich denselben Bussolmagneten und die subjective Gesichtsempfindung. Bei den Bewegungsnerven hat es sich gezeigt, dass die beiden Signalapparate, der Muskel und der Galvanometermagnet, auf dieselben Fragen übereinstimmende Antwort gegeben haben, und

man dürfte Grund haben zu der Erwartung, dass die strommessenden Instrumente in Bezug auf die Processe in der Retina sich ebenfalls in Uebereinstimmung mit den subjectiven Empfindungen aussprechen werden. Eine Reihe von Thatsachen spricht für diese Auffassung, gegen welche kaum ein gegründeter Einwand dürfte angeführt werden können. Unter solchen Umständen scheint es für die exacte Forschung ein Vortheil zu sein, wenn man die objectiv leicht und sicher zu bestimmenden Bewegungen des Bussolemagneten an die Seite oder sogar an die Stelle der nur subjectiv bestimmbaren Bewegungen im Gehirne zu setzen im Stande wäre. Dass die Bestimmungen der letztgenannten Art verhältnissmässig unsicher sind, braucht keinen Beweis und man kann nur den Scharfsinn bewundern, der gewusst hat für die physiologische Optik so viel Nutzen davon zu tragen, wie es in der That der Fall gewesen. Eine Methode, welche auf objective Gründe fusst, wird jedoch immer vorzuziehen sein.

Ungerechnet also, dass die somit erwiesenen Retinaströme ein neues schlagendes Beispiel liefern von der Allgemeingültigkeit des Gesetzes von *du Bois-Reymond* über die Vertheilung der elektromotorischen Kräfte in den thierischen Organen, ebenso wie die innige Verknüpfung der elektrischen Erscheinungen mit der Function der Organe, bieten sie auch die Gelegenheit zur Ausbildung einer exacteren Methode für das Studium der Physiologie der Retina. Gerade auch dieser letztere Umstand war es, auf den ich in meinem früheren Aufsatze über diesen Gegenstand das Hauptgewicht legte. Ohne Zweifel lassen sich viele Fragen im Gebiete der physiologischen Optik nach dieser Methode behandeln und es giebt solche, welche schwerlich auf einem anderen bisher bekannten Wege sicher zu lösen sind. Dahin rechne ich z. B. die Frage nach dem zeitlichen Verlaufe der Erregung in der Retina. Wenigstens ist es schwer einzusehen, wie die Zeit der latenten Reizung auf einem anderen Wege soll bestimmt werden können.

Da nun die Farbenlehre eine so grosse und hervorragende Stelle in der Physiologie der Retina einnimmt, so drängt sich ganz natürlich die Frage auf, ob die hier angedeutete Methode in Aussicht stellt in dieser Hinsicht etwas leisten zu können. Die Frage nach der Farbe ist eine Frage nach der Qualität in unserer Sinnesempfindung, und der Bussolmagnet vermag nur über Stärke und Richtung des Stromes Auskunft zu geben. Es scheint also, als hätte man es hier mit incommensurablen Grössen zu thun, und dass somit eine Prüfung der Farbentheorie nach dieser Methode eine Unmöglichkeit wäre. Auf der andern Seite giebt es aber zwei Thatsachen, welche für die Möglichkeit sprechen, eine solche Grösse, wie die Farbe, für die Messung mit quantitativem Maasse zugänglich zu machen. Diese Thatsachen sind einerseits die Farbenblindheit und auf der anderen Seite die von *Max Schultze* erwiesene Anordnung der angeblich farbenempfindenden Organe der Vögel, nämlich die Vertheilung der Farbenempfindung auf verschiedene Zapfen.

Wie dem auch sei, so muss jedenfalls eine Untersuchung in dieser Richtung grossen Schwierigkeiten unterworfen sein, und es muss der Zukunft überlassen werden zu entscheiden, ob sie überhaupt zu überwinden sind.



Ueber das electromotorische Verhalten der Netzhaut.

Von **W. Kühne** und **J. Steiner.**

Vorwort. Die folgenden seit mehr als einem Jahre beendeten Beobachtungen treten erst jetzt in die Oeffentlichkeit, nachdem Herr *Holmgren* die Güte gehabt hat, seine uns und andern, nicht schwedischen Lesern, bis heute nur in wenigen, und wie wir vermutheten, zu kurzen deutschen Referaten zugänglich gewordenen Arbeiten über denselben Gegenstand zu übersetzen und noch ausführlicher, als in dem vor 9 Jahren erschienenen schwedischen Original an dieser Stelle mitzutheilen. Da Herr *Holmgren* in der vorstehenden Abhandlung selber schon das Erscheinen derselben in den „Untersuchungen des Heidelberger physiologischen Instituts“ erklärt hat, darf ich mich darauf beschränken, ihm mit unserem Danke zugleich den der deutschen Fachgenossen, welche eingehendere Kenntniss seiner bahnbrechenden Arbeiten über die Retinaströme zu nehmen wünschen, auszusprechen. Uns, als den Verfassern der folgenden Abhandlung, hat er besonders einen Gefallen erwiesen, da wir mit unseren Beobachtungen nicht eher hervortreten mochten, als bis wir wussten, wo sich dieselben mit denen *Holmgren*'s berührten; wie die jetzige Publication unseres Vorgängers ergiebt, ist dies auch in einem Punkte der Fall gewesen, von dem wir es selbst bei vollkommenem Verständniss des Schwedischen nicht hätten wissen können, nämlich in der bei unserem Unternehmen von vornherein geforderten Methode der Untersuchung an der isolirten Retina, welche *Holmgren* (vergl.

S. 298 und 313 d. vorigen Abhandl.) ebenfalls, und wenn auch nur beiläufig, doch nicht erfolglos versucht, aber bis zu gegenwärtiger Gelegenheit nicht erwähnt hatte.

W. Kühne.

Die hier mitzutheilenden Untersuchungen über das electromotorische Verhalten der Netzhaut wurden veranlasst von dem Wunsche, entscheiden zu können, ob der peripherische Sehapparat erregt oder im Sehacte befindlich sei während des Ablaufes der photochemischen Processe, welche in den letzten Jahren im Sehepithel entdeckt worden. Da man am Thierauge nur sehr unvollkommen zu entscheiden vermag, ob und wann es sieht oder ruht, und da es uns nicht gelingen wollte neue Zeichen dafür in andern als den leicht bemerklichen und bekannten reflectorischen Bewegungen der Iris, die für unsere Zwecke auch nicht genügen konnten, zu finden, so war im Augenblicke nur der durch *du Bois-Reymond* eröffnete Weg des objectiven Nachweises bestehender Erregungen in sensiblen Nerven zu betreten. Versuche am menschlichen eigenen Auge werden hier zwar schliesslich unumgänglich werden, es wird damit aber nicht eher vorzugehen sein, als bis wir in die Lage kommen, die bis heute nur an der herausgenommenen Netzhaut festzustellenden photochemischen Veränderungen im unversehrten Auge des Lebenden zu erkennen.

Das electromotorische Verhalten der ruhenden und der erregten Netzhaut ist in der vorstehenden Arbeit von *Holmgren* so ausführlich erörtert, dass wir nur den wesentlichen Fortschritt hervorzuheben brauchen, den dieselbe über frühere Bemühungen hinaus erreichte. Derselbe besteht nach unserer Meinung besonders darin, dass erstens eine gesetzmässige electromotorische Wirksamkeit an Abschnitten der hinteren Bulbuswand, welche nichts vom Sehnerven besassen und nur aus der Retina nebst Uvea und Sclera bestanden, festgestellt wurde und in dem zweiten überaus wich-

tigen Resultate, dass die Retinaströme sich in gesetzmässiger Weise unter dem Einflusse des Lichtes ändern, ohne Zweifel während der Erregung der Netzhaut durch den Lichtreiz und während der nach *Holmgren*'s Entdeckung überraschend langen Dauer der Erregbarkeit des genannten von der Retina bekleideten Stückchens des Bulbusgrundes. Besonders diese Erfahrungen liessen *Holmgren* das Verständniss der electrischen Vorgänge am lebenden, Muskeln enthaltenden Auge des Säugethieres anbahnen und ihnen ist es zu danken, dass auch die späteren ausschliesslich am Auge des Kaninchens angestellten Beobachtungen von *Dewar* und *M'Kendrick* Beiträge zur Kenntniss der Retinaströme geworden sind.

Wir haben uns nach diesen Erwerbungen zunächst die Aufgabe gestellt, das electrische Verhalten der Retina ohne alle Zugabe anderer Gewebe kennen zu lernen, von derselben ferner nur gewisse Theile, nämlich die Membran ohne das Pigmentepithel, ja selbst ohne die Stäbchen, oder den Bulbusgrund, wo es ausführbar war, auch nur die Chorioïdea mit dem Retinaepithel bekleidet zu prüfen und die electromotorischen Veränderungen zu verfolgen unter dem Einflusse des Lichtes, sowohl bei der normalen Beleuchtung von vorn als unter Belichtung der hinteren Fläche, unter Umständen auch durch das Pigmentepithel hindurch, also so, dass nach Wunsch vorwiegend eine Art der Sehzellen vom Lichte erreicht wurde. Seit das Verfahren bekannt ist, mittelst dessen es gelingt, dem Froschauge die ganze Retina unversehrt und wie sich ergeben wird, mit bester Erhaltung ihrer Lebenseigenschaften zu entnehmen und nach Belieben mit oder ohne Epithelbekleidung jeder Untersuchung zugänglich zu machen, schien es nicht mehr gewagt die wegen ihrer Zartheit allzuschlecht beleumundete Netzhaut ohne die schützenden Decken des Auges in der beabsichtigten Weise zu verwenden, und gleich die allerersten Versuche überzeugten uns von der Richtigkeit dieser Voraussetzung. Die Erscheinungen, um die es sich han-

delt, sind eben so in die Augen fallend, dass sie Jedermann sogleich zugänglich werden, der im Besitze der bekannten galvanometrischen und der übrigen gleich zu beschreibenden Einrichtungen ist.

Allgemeine Versuchsanordnungen.

Die Versuche erforderten Ausschluss oder Wechsel des Lichtes, während das Froschauge zu präpariren, zu belichten oder zu beschatten und das Galvanometer mit Hülfe des Fernrohres zu beobachten war. Wir erreichten dies in einem Dunkelzimmer von länglich rechteckiger Gestalt, das man sich seiner Länge nach in Drittel getheilt vorstellen möge; in den beiden vorderen Dritteln befinden sich das Galvanometer und das Fernrohr, letzteres mit Scala (von 1—1000 getheilt) versehen, $2^1/_2$ M von der Bussole entfernt. Um die Scala zu beleuchten, werden auf dem Tische des Fernrohres vor derselben zwei einfache Gasflammen angebracht, die so viel Licht gewähren, dass die einzelnen Scalentheile mühelos abzulesen sind. In dem hinteren letzten Drittel des Dunkelzimmers befindet sich ein Tisch, auf welchem das Froschauge hergerichtet und die Beleuchtungslampen aufgestellt werden. Letztere bestehen aus zwei *Argand*'schen Brennern, deren Flammen einerseits durch weisses, andrerseits durch rothes Glas geschlossen werden, so dass man bald „roth“ oder „weiss“ belichten kann. Beide Brenner sind am Fusse mit einem Hahn versehen, durch welchen die Flamme ebenso plötzlich erzeugt, wie bis auf einen durch die Gläser kaum bemerkbaren bläulichen Ring verlöscht wird. Für die Beleuchtung bei der Präparation des Auges wurde rothes, Sehpurpur kaum veränderndes Licht, anfangs auch die gelbe Natronflamme verwendet. Um das die Scala beleuchtende Licht von dem Präparate möglichst abzuhalten, waren Fernrohr und Tisch durch Ausschnitte einer geschwärzten Wand aus Pappe von beträchtlichen Dimensionen gesteckt, hinter

welcher der Beobachter Platz nahm. Wände, Decken und Fussboden des Zimmers waren zur Vermeidung schädlichen diffusen Lichtes mit matt rother Farbe gestrichen.

Ruheströme der isolirten Froschnetzhaut.

Das Galvanometer (Bussole nach *Wiedemann*) ist vollkommen aperiodisch gemacht, ein Compensator von dünnem Kupferdraht mit 1 Daniell in den Kreis geschaltet, in welchen die in bekannter Weise zuverlässig hergestellten Thonstiefelelectroden zur Ableitung der Netzhaut aufgenommen werden.

Die dem Dunkelauge des Frosches epithellos entnommene Retina, an welcher sich vom N. opticus nur ein ganz kurzer Stumpf mit seinem fast in der Ebene der Netzhaut liegenden Querschnitte befand, wurde kappenartig über einen kurzen halbkuglig abgeschmolzenen Glasstab gestülpt, der auf einem Gypsfusse stand. Auf diese Weise liessen sich verschiedene Punkte der Netzhaut mit den Electroden ableiten, indem man die eine Electrode auf den Opticusquerschnitt oder diesem sehr nahe, die andere an einzelne Punkte in der Nähe des Aequatorialschnittes (der die einzige Verletzung der Retina bildete) setzte. Bei der Prüfung verschiedener Punkte der Peripherie mussten wir uns mit der Anlegung begnügen, die sich gerade ausführen liess; wir zweifeln kaum, dass symmetrisch zum Centrum gelegene Punkte stromlos sind und dass schwache Ströme, die wir fanden, ihrer Richtung nach bestimmt waren durch ungleiche Entfernung der Ableitungsstellen von der positivsten Stelle, die wir im Mittelpunkte fanden. Doch haben wir diesen Umstand nicht weiter verfolgt, nachdem wir die beste Weise der Ableitung für unsere Zwecke (vergl. unten) herausgefunden hatten, bei welcher es auf diese Verhältnisse nicht mehr ankam.

Wir werden die äussere Seite der Netzhaut als „Stäbchenseite", die innere als „Faserseite" bezeichnen.

a. Stäbchenseite.

Man findet auf der Stäbchenseite einen starken Strom zwischen Opticuseintritt und Peripherie; ersterer verhält sich positiv gegen die Peripherie, resp. gegen jeden andern Punkt dieser Retinafläche. Zwei Punkte der Peripherie geben meist einen sehr schwachen Strom von wechselnder Richtung.

b. Faserseite.

Zwischen Opticuseintritt und Peripherie findet man einen starken Strom, ersterer verhält sich negativ gegen jeden andern Punkt dieser Fläche. Zwei Punkte der Peripherie geben gewöhnlich einen schwachen Strom von unbestimmter Richtung.

c. Stäbchen- und Faserseite.

Dieser Fall, in welchem die eine Electrode der Faserseite, die andere der Stäbchenseite der Netzhaut anliegt, hatte für uns das meiste Interesse, weil die Veränderungen des hier auftretenden Stromes beim Lichtwechsel zur Untersuchung am geeignetsten schienen. Wir fanden, dass die Faserseite sich stets positiv verhält gegen die Stäbchenseite.

Da wir für diese Ableitung die Retina nicht mehr über den Glasstab stülpen konnten, wurde dieselbe in der Weise zwischen die Electroden gebracht, dass die untere Electrode mit einem nach aufwärts gekrümmten, kuglig gekneteten Knopfe der Membran zur Stütze diente, während die andere die entgegengesetzte Retinafläche mit einer stumpfen Spitze berührte.

Die unter a, b, c genannten Resultate, besonders das letztere, befinden sich in erfreulicher Uebereinstimmung mit den hierher gehörigen Angaben *Holmgren*'s.

Der Strom der isolirten Retina war im Allgemeinen von bedeutender Stärke, aber er nahm rasch ab oder verging zuweilen schnell und gänzlich. Gewöhnlich trat sofort eine Abnahme

bis zu einer mittleren Höhe, die sich längere Zeit erhielt, ein, von der aus die weitere Abnahme dann langsam erfolgte. In einzelnen Fällen beobachteten wir nach raschem Sinken eine völlige Umkehr des Stromes.

Die folgende Tabelle mag ein annäherndes Bild von der Grösse dieser Retinaströme geben, ausgedrückt in Compensatorgraden eines Kupferdrathes von 0·8 mm. Durchmesser (1 Daniell als Maasskette) und bestimmt bei der anfänglichen Stärke.

a) Stäbchenseite.

Ableitung vom N. Opticus und der Peripherie.

Ausschlag in Scalentheilen.	Compensator.		
809—777	8 mm.	Opticuseintritt negativ gegen die Peripherie.	Eine Electrode der Reihe nach an die verschiedenen Quadranten gesetzt.
801—749	20 „		
798—760	16 „		
793—760	13 „		

2 Punkte der Peripherie.

Ausschlag in Scalentheilen.	Compensator.	
797—824	Nicht compensirbar.	
793—819		

b) Faserseite.

Ableitung vom N. Opticus und der Peripherie.

Ausschlag in Scalentheilen.	Compensator.	
787—849	30 mm.	Opticuseintritt positiv gegen die Peripherie.
786—856	48 „	
784—852	45 „	
784—737	45 „	

2 Punkte der Peripherie.

Ausschlag in Scalentheilen.	Compensator.	
0	Nicht compensirbar.	
779—793		

c) Stäbchen- und Faserseite.

Retina. Nro.	Intensität in Scalentheilen.	Electromotorische K. in Compensatorgraden. (Compensatordraht = 0·3 mm.)
I	513—590	8 mm.
II	320—260	12 „
III	503—470	3 „
IV	480—453	2 „
V	395—462	6 „
VI	498—540	4 „
VII	509—640	10 „
VIII	509—616	13 „
IX	515—455	8 „ .

Schwankungsströme der Netzhaut.

Die weiteren Versuche wurden ausgeführt, indem ein Beobachter am Fernrohre, der andere am Präparirtische Platz nahm und der letztere erst während der Präparation roth oder gelb belichtete, dann einige Minuten Dunkelheit herrschen, endlich in verschiedener Weise das gewünschte Licht auf das fertige Präparat scheinen liess. Während der ersten Dunkelheit öffnete der Beobachter am Fernrohre den Schlüssel zum Galvanometer, beobachtete den Ruhestrom und compensirte denselben. Darauf erfolgte das Commando „Licht“ und wenn die Wirkung der plötzlichen Beleuchtung im Fernrohre beobachtet worden, hiess es „fort“ und das Licht erlosch. So einfach die Versuche anzustellen schienen, so unbefriedigend waren die ersten erhaltenen Resultate. Wir dürfen es dem Leser ersparen, uns auf den Irrwegen zu folgen, die wir betreten haben, um bessere Erfolge zu erreichen und erwähnen desshalb nur die Umstände, welche es zu ändern galt: 1) erwiesen sich alle Ableitungen von der Faser- oder Stäbchenseite allein und die Ausbreitung der Retina auf dem abgerundeten Glasstabe als unvortheilhaft[1]), 2) war das ableitende Material,

[1]) Obwohl wir die hier zu beobachtenden Ströme nicht eingehender verfolgt haben und das zu ihrer Untersuchung geeignete Verfahren im Besitze besserer Methoden nicht weiter verwendeten, scheint uns die Mittheilung einiger erfolgreicher Versuche, welche die Schwankungen der auf einer

der vielgeprüfte und meist so vortrefflich gefundene Modellirthon vom Uebel, 3) musste die Natronflamme als Präparirlicht vermieden werden, da die Electroden in dem von den alkalischen Dämpfen und Nebeln erfüllten Raume alsbald zu ungleichartig wurden.

Seite der Retina abzuleitenden Ströme betreffen, nicht überflüssig. Hinsichtlich der bei den Belichtungen beachteten Vorsichtsmassregeln ist auf die ganze weitere Darstellung zu verweisen.

Ruhestrom.	Schwankung.	Beleuchtung.
1. Versuch: Dunkelfrosch (Faserseite belichtet).		
625--500	−20	Natronflamme brennend.
	+10	verlischt.
	−33	brennend.
	+10	verlischt.
	+ 4	Streichholzflamme.
	−20	
	+80	verlischt.
	+ 3	Streichholzflamme.
	−15	
	+ 8	verlischt.
	−17	Streichholzflamme.
	−13	Natronflamme.
	+ 2	verlischt.
	−23	Gasbrenner.
	+ 2	verlischt.
2. Versuch: Dunkelfrosch (Faserseite belichtet).		
678−575	− 8	Natronflamme.
	− 2	Lithiumflamme.
	+ 1	
	− 2	Lithiumflamme.
	+ 2	
	− 2	Lithiumflamme.
	+ 1	
	− 2	Natronflamme.
	+ 1	
	−12	Gasbrenner.
	− 2	Lithiumflamme.
	− 8	Natronflamme.
	−16	Gasbrenner.
3. Versuch: Dunkelfrosch (Faserseite belichtet).		
585−320	− 9	Lithiumflamme.
	+ 2	Natronflamme.
	−20	

Um die Electroden zu verbessern, verwendeten wir auf *Engelmann*'s[1]) Empfehlung die Lungen des Frosches, jedoch nicht im frischen Zustande, sondern erst nachdem sie einige Tage in Alkohol gelegen, mit Wasser ausgewaschen und gekocht waren und einige Stunden in NaCl von 0,75 pCt. verweilt hatten. Für den Versuch wurde eine solche Lunge mit Fliesspapier leicht abgetrocknet und über eine spitze Thonelectrode gezogen, wodurch eine die Retina garnicht schädigende, fast punktförmige Ableitung gewonnen war. Die andere Thonelectrode wurde im stumpfen Winkel aufwärts gekrümmt, mit einem Elfenbeinmesser oben flach geschnitten und auf dieses sichere Lager eine möglichst compakte Lunge gelegt, die sich

Ruheströme.	Schwankung.	Beleuchtung.
585—320	+10	erlischt.
	+ 1	Gasbrenner.
	—16	
	—17	Natronflamme.
	+ 8	
	— 5	Lithiumflamme.
	—15	Magnesiumdrath.
	—16	Magnesiumdrath.
	10 Minuten später:	
	— 2	Lithiumflamme.
	— 5	Natriumflamme.
	—12	Gasbrenner.

4. Versuch: In rothem Lichte gehaltener Frosch.

Ruheströme.	Schwankung.	Beleuchtung.
588—520	— 2	Lithiumflamme.
	— 5	Natriumflamme.
	—12	Gasbrenner.
	— 9	Gasbrenner.
	— 6	Natriumflamme.
	— 4	Lithiumflamme.

Diese Zahlen sind mit den späteren, vervollkommten Resultaten nicht direkt vergleichbar, weil wir zur Zeit die Natur der Schwankung noch nicht vollständig aufgefasst hatten.

[1]) *Pflüger*'s Archiv. Bd. 17. S. 70. Anmerk. 2.

leicht so kuglig modelliren liess, dass die isolirte Netzhaut mit der einen oder der anderen Fläche glatt darauf auszubreiten war. Die spitze punktförmige Electrode wurde hierauf an irgend einer Stelle der nach oben gewendeten Retinafläche leicht aufgesetzt. Unter solcher Berührung litt die Netzhaut nicht wie von dem Thone, der ihr beständig anklebte, und ausserdem war es viel leichter die Membran auszubreiten, so dass wir dieselbe auch verschieben oder umwenden konnten, was sich zuweilen als nützlich erwies. Endlich war es sehr einfach für jeden neuen Versuch, neue intacte Lungen einzuschalten und wir haben davon regelmässig Gebrauch gemacht, wenn die Electrode einmal mit der Stäbchenseite in Berührung gewesen war, weil wenigstens nach etwas längerem Contacte Stäbchen in grosser Zahl an der Lunge bleiben, wenn man die Retina fortnimmt, und Ungleichartigkeiten erzeugen. An der Faserseite ist dergleichen nicht zu befürchten, denn wir fanden die von vornherein sehr gleichartigen Lungen noch brauchbar, nachdem sie länger als eine Stunde an dieser Retinafläche gelegen hatten.

Die folgenden Versuche wurden mit Ausnahme der Fälle, in denen die Abweichung besonders angegeben wird, sämmtlich in der erwähnten Weise ausgeführt, also immer so, dass eine Retinafläche der Electrode in ganzer Ausdehnung anlag, die andere möglichst punktförmige Berührung mit der zweiten Electrode hatte (punktförmige Ableitung an beiden Electroden haben wir zwar versucht, aber ohne besonderen Erfolg und nach vielem Zeitverluste aufgegeben). Bei der Präparation wurde nur rothes, mit dem Spectroskope auf Abwesenheit anderer Strahlen als der zwischen A bis C vorhandenen, geprüftes Licht verwendet.

Der Mittheilung unserer Versuche dürfen wir als allgemeines Ergebniss derselben vorausschicken, **dass jede hinreichend intensive und plötzliche Beleuchtung mit blauem, grünem, gelbem, rothem oder weissem Lichte eine namhafte, mehr-**

sinnige (complicirte) Schwankung des Retinastromes erzeugt, sowohl an der purpurhaltigen, wie an der purpurlosen Netzhaut.

Um im Voraus den nächstliegenden Einwänden zu begegnen, sei hier sogleich Folgendes erwähnt: 1) waren die Electroden wie zum Versuche zusammengestellt, ohne aber eine Retina zwischen sich zu fassen, oder war zwischen sie eine seit 24 Stunden feucht bewahrte Retina eingeschaltet, so blieben alle in Anwendung gezogenen Beleuchtungen ohne Einfluss auf das Galvanometer; 2) wurde die Stromesschwankung beobachtet, wenn die frische Retina von dem Lichte einer mässig hellen Gasflamme getroffen wurde, das eine 10 Cm. dicke Schicht einer concentrirten Lösung von Kupferoxydammoniak passirt hatte. Weitere Controlversuche werden in der folgenden ausführlichen Darstellung noch genauer mitgetheilt.

Unserem Plane entsprechend zerfielen die Beobachtungen in zwei Gruppen; es wurden nämlich untersucht:

A. **Netzhäute mit Sehpurpur** (von Dunkelfröschen),

B. **Netzhäute ohne Sehpurpur** (von Hellfröschen).

In beiden Reihen wurde zunächst die Faserseite belichtet; die Stäbchenseite lag also nach unten mit ihrer ganzen Fläche einer Lunge an, während die Faserseite nur an einer Stelle von der zweiten spitzen Lungenelectrode berührt wurde und zwar so, dass der zugehörige Thonstiefel keinen erheblichen Schatten auf die Netzhaut werfen konnte. Die Netzhäute wurden den Augen eben getödteter Frösche entnommen und jedesmal das erste Auge benutzt, das zweite aus noch zu erörternden Gründen in der Regel nicht verwendet. Die Retinae waren meist frei von Epithel oder Pigment; wo dies nicht der Fall sein konnte, findet man im Protokoll die betreffende Angabe. In den Tabellen bedeutet L Licht, c anhaltendes (constantes) Licht, f Lichtentziehung.

A. Dunkelfrösche.

Erster Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
505—585	537			
	577	+40	L. u. c.	roth.
	503	−74		
	557	+54	f.	
	530			
	569	+39	L. u. c.	roth.
	503	−66		
	574	+71	f.	
	520			
	560	+40	L. u. c.	weiss.
	497	−63		
	537	+41	f.	
	515			
	560	+45	L. u. c.	weiss.
	496	−64		
	535	+39	f.	
485—510	510			
	566	+56	L. u. c.	roth.
	495	−71		
	554	+56	f.	
	511			
	551	+40	L. u. c.	roth.
	491	−60		
	555	+64	f.	
	515			
	568	+53	L. u. c.	weiss.
	502	−66		
	540	+38	f.	
	510			
	558	+48	L. u. c.	weiss.
	502	−56		
	535	+33	f.	
		15 Minuten Pause.		
	524			
	591	+67	L. u. c.	roth.
	526	−65		
	582	+56	f.	
	528			
	571	+43	L. u. c.	roth.
	523	−48		
	576	+53	f.	

Erster Versuch (Fortsetzung).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	530			
	565	+35	L. u. c.	
	522	−43		weiss.
	554	+32	f.	
	527			
	556	+29	L. u. c.	
	526	−30		weiss.
	543	+17	f.	
		20 Minuten Pause.		
	485			
	538	+53	L. u. c.	
	495	−43		roth.
	528	+33	f.	
	485			
	517	+32	L. u. c.	
	485	−32		weiss.
	510	+25	f.	
	460			
	505	+45	L. u. c.	
	465	−40		roth.
	496	+31	f.	
	456			
	491	+35	L. u. c.	
	460	−31		weiss.
	491	+31	f.	

Bevor wir in der Mittheilung der detaillirten Versuche weitergehen, wollen wir dem eben gegebenen Protokolle eines typischen Versuches einige Erläuterungen beifügen. Der Ruhestrom, der compensirt wurde oder uncompensirt blieb, gibt zunächst einen Ausschlag, welcher, wie schon oben bemerkt, niemals seine Grösse behält, sondern jedesmal abnimmt und erst nach einiger Zeit wieder sich stabil einstellt. Dieser Punkt musste jedesmal abgewartet werden, bevor die Reizung durch Licht begann. Das Verhältniss des Ruhestromes zum Schwankungsstrom gestaltet sich derart, dass bei hohem Werth des ersteren häufig auch der Werth des letzteren ein bedeutender ist; aber der Ruhe-

strom pflegt regelmässig während des Versuches abzunehmen, selbst bis auf Null, ohne dass der Schwankungsstrom geringer würde.

Die Schwankung, die wir bei Lichtreizung erhalten, d. h. beim Kommen und Gehen des Lichtes, ist eine mehrsinnige, nämlich erst positiv, dann negativ und endlich wieder positiv. Der dritte Stab im Protokoll gibt die Natur und Grösse der Schwankung in Scalentheilen an. Entsprechend dem vierten Stabe, wo „L u. c" Licht und constantes Licht bedeuten, beginnt im Momente, wo das Licht aufblitzt, die positive Schwankung, die schnell ihr Maximum erreicht und rasch in die negative Schwankung übergeht. Wir möchten nicht behaupten, dass etwa die positive Schwankung dem Eintritt des Lichtes und die negative der constanten Beleuchtung angehören, vielmehr hat man den Eindruck, dass das Licht schon constant geworden ist, zur Zeit, wo die positive Schwankung eben noch ihrem Maximum zustrebt. Es lassen sich die beiden Schwankungen in dieser Weise nicht von einander trennen, sondern sie folgen in der angeführten Ordnung dem eintretenden und dann mit constanter Intensität leuchtenden Lichte. Während der Dauer der Beleuchtung erreicht die negative Schwankung ein Maximum, bleibt auf diesem Punkte einige Zeit stehen und strebt (wenn man das Licht immer noch constant erhält) äusserst langsam dem Nullpunkt zu.

Anders ist es mit der dritten Schwankung, die eine einfache positive ist; im vierten Stabe, mit „f" bezeichnet, gehört sie dem „Licht fort" an, d. h. sie beginnt in dem Momente, wo das Licht wieder verschwindet. Das Kommando „Licht fort" erfolgte jedesmal dann, wenn die vorausgehende negative Schwankung ihr Maximum erreicht hatte.

Man könnte vielleicht Bedenken tragen, die negative Schwankung, deren Haupttheil allerdings in die Zeit der constanten Be-

leuchtung fällt, als solche anzusprechen, vielmehr meinen, dass sie nur als Rückkehr der positiven Schwankung zum Nullpunkt zu deuten sei, wie wenn der Reiz bei constanter Beleuchtung zu wirken aufgehört hätte. Ausser noch zu erörternden Gründen sei hier nur der eine dagegen angeführt, dass die negative Schwankung nicht selten über den Nullpunkt des Ruhestromes hinausgeht, was bei einfacher Rückkehr der Galvanometernadel nach Verschwinden des Reizes bei Nerv und Muskel nicht der Fall zu sein pflegt.

Die von uns beobachtete Schwankung steht, um es gleich zu erwähnen, nicht in vollem Einklange mit der entsprechenden Beobachtung von *Holmgren*, welcher beim Eintreten und Verschwinden des Lichtes jedesmal nur eine positive Schwankung gesehen hat.

Wir wenden uns jetzt zur Fortsetzung der Versuche an Dunkelaugen, in denen die Schwankungsströme zunächst wie bisher, jedoch in einigen Fällen auch nach vorgängiger längerer Belichtung der isolirten Retina beobachtet wurden.

Zweiter Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
513—651	561			
	598	+37	L. u. c.	roth.
	540	−58		
	599	+55	f.	
	542			
	571	+29	L. u. c.	roth.
	526	−45		
	588	+62	f.	
	527			
	568	+41	L. u. c.	weiss.
	520	−48		
	570	+50	f.	

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
		Neue Ableitung.		
505—590	570	+75	L. u. c.	roth.
	645	—80		
	565			
	650	+85	f.	
	556	+69	L. u. c.	roth.
	625	—55		
	570			
	630	+60	f.	
	545	+75	L. u. c.	weiss.
	620	—60		
	560			
	593	+33	f.	

Dieselbe Retina an ihrem Platze auf der Electrode 8 Min. im Tageslichte gehalten und gebleicht; hierauf Fortsetzung des Versuchs im Dunkelzimmer mit Belichtung durch die stets benutzten Gaslampen.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
490—520	520	+10	L. u. c.	roth.
	530	—18		
	512			
	545	+33	f.	
	512	+18	L. u. c.	roth.
	530	—23		
	507			
	554	+47	f.	
	512	+21	L. u. c.	weiss.
	533	—21		
	512			
	550	+38	f.	
	505	+31	L. u. c.	roth.
	536	—31		
	505			
	555	+50	f.	
		Kurze Pause.		
	507	+43	L. u. c.	roth.
	550	—38		
	512			
	562	+50	f.	

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
Einige Zeit constante Rothbeleuchtung mittelst der Lampe.				
	521 564 523 566	+43 —41 +43	L. u. c. f.	roth.
	517 551 525 557	+34 —26 +32	L. u. c. f.	weiss.

Dritter Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
510—570	522 535 423 517	+13 —42 +23	L. u. c. f.	roth.
	525 537 513 533	+12 —24 +20	L. u. c. f.	roth.
	526 542 523 531	+16 —19 + 8	L. u. c. f.	weiss.

Vierter Versuch.

Segment der Retina ohne Opticus.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
502—608	534 580 520 565	+46 —60 +45	L. u. c. f.	roth.
	522 554 500 548	+32 —54 +48	L. u. c. f.	weiss.
	501 545 494 548	+44 —51 +54	L. u. c. f.	roth.
Bleichung am Tageslicht.				
	525 535 515 544	+10 —20 +29	L. u. c. f.	roth.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.

5 Minuten Pause.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
502—608	498 505 503 506	+ 7 — 2 + 3	L. u. c. f.	weiss.
	514 523 520 528	+ 9 — 3 + 8	L. u. c. f.	weiss.

Fünfter Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
504—608	560 565 525 542	+ 5 —40 +17	L. u. c. f.	roth.
	535 546 518 534	+11 —32 +16	L. u. c. f.	roth.
	524 534 510 526	+10 —24 +16	L. u. c. f.	weiss.

B. Hellfrösche.

Erster Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
?	475 480 462 486	+ 5 —18 +24	L. u. c. f.	roth.
	?	+ 9 —15 +20	L. u. c. f.	roth.
	495 502 490 502	+ 7 —12 + 8	L. u. c. f.	weiss.
	495 500 489 503	+ 5 —11 +14	L. u. c. f.	weiss.

Zweiter Versuch (Retina stark mit Pigmentepithel bedeckt).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
500—568	560	+10	L. u. c.	roth.
	570			
	550	−20		
	575	+25	f.	
	554	+ 8	L. u. c.	weiss.
	562			
	542	−20		
	565	+23	f.	

Es mögen diese Beispiele aus der grossen Anzahl der Versuche genügen, um zu zeigen, dass die Grösse der Schwankungen bei den ungebleichten Netzhäuten für gleiche Reize bedeutender ist, als bei den gebleichten Netzhäuten, d. h. wenn wir die Schwankung als den Ausdruck der Erregung des Organs zu betrachten haben, dass die Augen mit Sehpurpur für den gleichen Lichtreiz empfindlicher sind, als solche ohne Sehpurpur. Allerdings ragen die Minima der Schwankungen bei den Purpuraugen in die Maxima derjenigen der purpurlosen Augen hinein, aber man übersieht leicht die Superiorität der ersteren.

Um tiefer in das Verständniss der Resultate einzudringen, wird es nöthig sein, die Schwankung, die wir auf Lichtreiz erhalten haben, näher zu betrachten. Fassen wir zunächst den Vorgang einer Beleuchtung: „Licht, constantes Licht und Verschwinden des Lichtes“ als einen Vorgang auf, so erhalten wir die auf einander folgenden Schwankungen, die wir als „mehrsinnige Schwankung“ bezeichnet haben. Aber jener Beleuchtungsmodus entspricht natürlich nicht einem Reize, sondern wir haben es offenbar wenigstens mit zwei Reizen zu thun, wovon der erste im „Erscheinen und Feststehen des Lichtes“, der zweite im „Verschwinden des Lichtes“ besteht. Es folgt dies aus der Thatsache, dass die dritte Schwankung (die zweite positive) nie-

mals während der constanten Beleuchtung eintritt, wie lange diese letztere auch dauern mag, sondern stets nur beim Verschwinden des Lichtes. Unser Beleuchtungsmodus zerfällt demnach in zwei Reize und damit die mehrsinnige Schwankung in eine erste doppelsinnige und in eine zweite einfache Schwankung, von denen die erstere behandelt werden kann als eine negative Schwankung mit positivem Vorschlage, die letztere eine einfache positive Schwankung ist. Man könnte vielleicht in der Vereinfachung noch weiter gehen und auch die doppelsinnige Schwankung zerlegen, einmal in eine positive, die dem Eintritt des Lichtes, und in eine negative, die dem constanten Lichte entsprechen würde, um so mehr, da man den durch den Eintritt des Lichtes gewonnenen positiven Vorschlag gesondert erhalten kann, wenn man rasch nach einander das Licht eintreten und wieder verschwinden lässt — wonach man zwei auf einander folgende positive Schwankungen erhält —, aber wir können diese Vereinfachung nicht empfehlen, einmal, weil der Versuch mit gleichsam „tetanisirendem" Licht (vergl. unten) seine Schwächen hat, andrerseits weil wir weiterhin noch Gelegenheit haben werden, zu sehen, wie unter gewissen Umständen, trotz der gleichen Beleuchtung aus der doppelsinnigen eine einfache negative Schwankung entsteht.

Wir bleiben also bei unserer Doppelschwankung und der folgenden einfachen Schwankung und könnten hinzufügen, dass die erstere Folge eines complicirten, die letztere Folge eines einfacheren Lichtreizes sei.

Aber in anderer Weise können wir die Doppelschwankung auf einfache electrische Vorgänge zurückführen, wenn wir erwägen, dass Stäbchen und Zapfen zwei verschiedene lichtempfindliche Elemente der Retina sind, und wenn wir dem einen eine positive, dem andern eine negative Schwankung auf Lichtreiz zuschreiben: wenn die Ströme der Zapfen und Stäbchen, die in

der Retina neben einander liegen, in entgegengesetztem Sinne mit einer leichten zeitlichen Verschiebung gegen einander schwankten, so würde aus der algebraischen Summe dieser beiden Schwankungen die doppelsinnige Schwankung resultiren können. Welches von den beiden Elementen die eine oder die andere Schwankung besässe, liesse sich jedoch nicht einmal vermuthen. Die einfache, die positive Schwankung, die beim Verschwinden des Lichtes erscheint, bliebe einfach, weil der Reiz eben so kurz ist, dass er zur Entwicklung der negativen Schwankung gar nicht kommen kann.

Man kann aber auch eine andere Auffassung geltend machen, nämlich die, dass sämmtliche lichtempfindlichen Elemente der Netzhaut zuerst die positive und dann die negative Schwankung durchmachen. Beim Verschwinden des Lichtes würde eine zweite Schwankung fehlen, weil der Reiz ein wesentlich anderer ist, als der des „eintretenden und darauf constant bleibenden Lichtes". Beide Auffassungen erscheinen zunächst gleich zulässig; welcher von beiden wir künftig den Vorzug geben werden und ob wir sie überhaupt werden brauchen können, muss von den folgenden Versuchen abhängen und davon, welche mehr geeignet sein wird, als Basis eines weiteren Verständnisses zu dienen.

Kehren wir zu unserer obigen Schlussfolgerung zurück, dass die Purpuraugen empfindlicher sind als die purpurlosen, so ist dieselbe insofern zunächst nicht bindend, als, abgesehen vom Purpur, die Augen der Hellfrösche in Folge der stetigen Belichtung ermüdet, die der Dunkelfrösche aber vollkommen ausgeruht sind. Sollte jene Folgerung einwurfsfrei sein, so mussten wir uns Frösche verschaffen, deren Netzhäute vollkommen ausgeruht und doch frei von Purpur waren. Solche Netzhäute erhält man, wenn man die am Licht entpurpurten Frösche zwei Stunden lang im Dunkelraume auf Eis aufbewahrt, da die

sonst eintretende Regeneration des Purpurs durch Kälte längere Zeit (jedenfalls um einige Stunden) hinausgeschoben wird[1]).

Sollte der Vergleich aber noch nach der andern Seite hin richtig bleiben, so mussten auch die correspondirenden Dunkelfrösche gleiche Zeit, wie jene Hellfrösche, auf Eis gelegt werden.

Frösche 2 Stunden auf Eis gehalten.

(Es wurden nur Retinae verwendet, deren Ablösung vom Epithel trotz der Abkühlung glückte.)

A. Dunkelfrösche.

Erster Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
540—560	540			
	563	+23	L. u. c.	roth.
	523	—40		
	555	+27	f.	
	572			
	606	+34	L. u. c.	weiss.
	574	—32		
	603	+29	f.	
	570			
	608	+38	L. u. c.	roth.
	579	—29		
	603	+24	f.	

Zweiter Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
535—565	550			
	570	+20	L. u. c.	roth.
	516	— 54		
	547	+31	f.	

Es wird etwas Glaskörper, der die Retina bedeckt, abgesogen.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	600			
	612	+12	L. u. c.	roth.
	515	—27		
	546	+31	f.	
	560			
	580	+20	L. u. c.	weiss.
	515	— 65		
	548	+33	f.	

1) Vergl. *W. Kühne*. Artikel „Chemische Vorgänge in der Netzhaut" in *Hermann*'s Handbuch d. Physiologie Bd. III. Th. I. S. 316.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
Dritter Versuch.				
542—720	670 688 625 645	+18 —63 +20	L. u. c. f.	roth.
	625 655 ? ?	+30		roth.
	648 668 612 655	+20 —56 +43	L. u. c. f.	roth.
	602 646 600 625	+44 —46 +25	L. u. c. f.	weiss.
Vierter Versuch.				
540—567	565 580 532 553	+15 —48 +21	L. u. c. f.	roth.
	563 590 535 552	+27 —55 +17	L. u. c. f.	roth.
	550 584 540 556	+34 —44 +26	L. u. c. f.	weiss.
Dieselbe Retina nach dem Bleichen am Tageslicht.				
	520 515 527	— 5 +12	L. u. c. f.	roth.
	518 522 511 525	+ 4 —11 +14	L. u. c. f.	weiss.

Wenn man die Resultate dieser Versuchsreihe, in welcher Dunkelfrösche, deren Retinae purpurn waren und die zwei Stun-

den vor Beginn des Versuches in Eis vergraben lagen, mit den anfangs mitgetheilten Versuchen an Dunkelfröschen, die vor dem Versuch sich in Zimmertemperatur (circa 15—20° C.) befanden, vergleicht, so lässt sich, wenn man von den letzten Zahlen an der gebleichten Retina absieht, kein wesentlicher Unterschied entdecken.

Wir gehen zur Darstellung der Versuche über bei Hellfröschen, die, nachdem sie den ganzen Morgen im Freien am Tageslicht gesessen, ebenfalls zwei Stunden vor Beginn des Versuches in Eis (im Dunkeln) gelegen hatten.

Die Augen dieser Frösche waren nur theilweise verwendbar, da bei den meisten das Ablösen der Netzhaut vom Pigmentepithel nicht bewirkt werden konnte. Zum Vergleiche geben wir (unter Nr. 5 und 8) zwei an solchen epithelführenden Präparaten angestellte Versuche an.

B. Hellfrösche.

1. Versuch (Retina orange).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
530—680	573 575 512 570	+ 2 —63 +58	L. u. c. f.	roth.
	568 575 528 572	+ 7 —47 +42	L. u. c. f.	roth.
	570 579 543 574	+ 9 —35 +31	L. u. c. f.	roth.
13 Minuten Pause.				
	597 611 582 610	+14 —29 +28	L. u. c. f.	roth.
	583 599 578 596	+16 —21 +18	L. u. c. f.	weiss.

2. Versuch (Retina orange).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
515—630	628			
	554	—74	L. u. c.	roth.
	607	+53	f.	
	607			
	611	+ 4		
	563	—48	L. u. c.	roth.
	601	+38	f.	
	595			
	606	+11		
	560	—46	L. u. c.	roth.
	598	+38	f.	
	560			
	573	+13		
	532	—41	L. u. c.	weiss.
	566	+34	f.	

3. Versuch (Retina sehr blass).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
500—550	535			
	536	+ 1		
	521	—15	L. u. c.	roth.
	527	+ 6	f.	

4. Versuch (Retina blass-chamois).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
500—600	560			
	480	—80	L. u. c.	roth.
	540	+60	f.	
	512			
	465	—47	L. u. c.	roth.
	507	+42	f.	
	490			
	456	—34	L. u. c.	weiss.
	472	+16	f.	
	500			
	468	—32	L. u. c.	roth.
	508	+40	f.	

5. Versuch (Retina blass-chamois, halb mit Pigment bedeckt).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
513—613	590			
	591	+ 1		
	565	—26	L. u. c.	roth.
	581	+16	f.	

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	568 575 553 577	+ 7 −22 +16	L. u. c. f.	roth.
6. Versuch (Retina ebenso).				
503—680	683 492 695	−191 +203	L. u. c. f.	roth.
	610 614 490 640	+ 4 −124 +150	L. u. c. f.	roth.
	570 590 490 530	+ 20 −100 + 40	L. u. c. f.	weiss.
7. Versuch (Retina blass-rosa).				
530—560	550 540 546	−10 + 6	L. u. c. f.	roth.
	535 537 525 535	+ 2 −12 +10	L. u. c. f.	weiss.
8. Versuch (Retina mit viel Epithel bedeckt).				
515—555	560 527 566	−33 +39	L. u. c. f.	roth.
	561 533 576	−28 +43	L. u. c. f.	roth.
	580 530 574	−50 +44	L. u. c. f.	roth.
	577 526 576	−51 +50	L. u. c. f.	roth.
	579 482 528	−97 +46	L. u. c. f.	weiss.

Ruhestrom.	Schwan-kungsstrom.	In Scalen-theilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	560 480 524	−80 +44	L. u. c. f.	weiss.
	552 519 560	−33 +41	L. u. c. f.	roth.

Diese Beispiele werden genügen, um das auffallende Resultat zu zeigen, wie sich unter den veränderten Verhältnissen aus der Doppelschwankung eine einfache negative Schwankung entwickelt hat, die sich einige Zeit im Laufe des Versuches rein als solche erhält, oder aber einen kleinen positiven Vorschlag erhält, der mit dem kleinsten Werthe (+ 1) beginnend niemals erheblich zu werden pflegt. In einigen Versuchen ist ein kleinster Werth des positiven Vorschlages nur bei Beginn des Versuches vorhanden.

Für gut gelungene Versuche ist das gewonnene Resultat folgendermaassen auszudrücken: Bei den Hellfröschen hat sich die negative Schwankung mit positivem Vorschlage verwandelt in eine einfache negative Schwankung oder in eine negative Schwankung mit sehr geringem positivem Vorschlag; in beiden Fällen pflegt sich der positive Vorschlag im Verlaufe des Versuches weiter zu entwickeln, ohne aber eine namhafte Grösse zu erreichen. Bei gleich behandelten Dunkelfröschen ist eine ähnliche Reduction der Doppelschwankung niemals beobachtet worden.

Die mitgetheilten Versuche haben also auf die gestellte Hauptfrage eine sehr bestimmte Antwort gegeben, welche sich darin ausspricht, dass die auf Licht eintretenden Schwankungen in der **purpurreichen Netzhaut quantitativ** (1. Reihe) **und ihrer Natur nach oder qualitativ** (2. Reihe) **verschieden sind von denen einer purpurlosen Netzhaut.**

Wir müssen uns vor der Hand, was wir im Voraus bemerken wollen, mit diesem Resultate begnügen und zwar desshalb, weil die Kenntniss der auf Reize eintretenden electrischen Stromschwankungen in organischen Gebilden noch nicht so weit vorgedrungen ist, um den Sinn der Qualitätsänderung, wie wir die Aenderung in der Richtung der Schwankung nennen wollen, zu verstehen.

Endlich ist noch ein Zusatz zu jenem Resultate zu machen. Wiewohl dasselbe auf den Sehpurpur, als Ursache, hinweist, so ist dieser ursächliche Zusammenhang in jener Richtung noch nicht erwiesen, denn neben den Stäbchen, denen allein der Purpur angehört, sind noch die Zapfen lichtempfindlich, welche keinen Purpur besitzen. Aber es ist heute wohl schon allgemeine Ueberzeugung, dass der Sehpurpur nur einer von vielen Sehstoffen sei, die in der Netzhaut vorhanden sind. Sagen wir indess, es wäre neben dem Purpur nur noch ein Sehstoff mit dem Sitze in den Zapfen vorhanden, der weil ungefärbt uns nicht zugänglich ist, so wird dieser Sehstoff, welche Differenzen er auch gegen den Sehpurpur haben mag, das eine mit ihm gemeinsam haben müssen, nämlich die Zersetzung durch das Licht. Dann wird aber der Sehpurpur, der uns glücklicherweise durch die Farbe zugänglich ist, auch ein ungefähres Maass für jene hypothetischen Sehstoffe abgeben, und alle Einflüsse von Licht, welche in einer purpurnen Netzhaut Veränderungen des Sehpurpurs hervorrufen, werden Aehnliches auch an dem hypothetischen Sehstoffe der Zapfen bewirken.

Kehren wir nun zu der Doppelschwankung zurück, so wollen wir an der Hand der letztgenannten Erfahrungen jenen beiden oben aufgestellten Hypothesen näher treten.

Wie stellen sich diese Versuche zunächst zu der Hypothese, dass die Doppelschwankung entsteht, indem die Ströme der Stäbchen und Zapfen mit zeitlicher Verschiebung in entgegengesetz-

tem Sinne schwanken? Die Reduction der Doppelschwankung in eine einfache Schwankung würde dahin auszulegen sein, dass das eine Element der Netzhaut und zwar dasjenige, welches eine positive Schwankung zu machen pflegt, unter den neuen Verhältnissen (gebleicht und durch Eis abgekühlt) seine Schwankung auf Lichtreiz eingestellt hat. Wenn nun aber trotzdem, beim Verschwinden des Lichtes, eine positive Schwankung auftritt, die wir nur denselben Elementen zuschreiben können, von denen die positive Schwankung in der Doppelschwankung ausgegangen war, so liegt die Unthunlichkeit jener Annahme von dem Wegfall des positiven Vorschlages auf der Hand.

Man könnte sich den Vorgang aber noch anders vorstellen, wenn man den Grund für den Wegfall des positiven Vorschlages in einer Veränderung nicht dieses selbst, sondern in einer Veränderung der negativen Schwankung suchte, die darin bestände, dass dieselbe in ihrer zeitlichen Entwicklung so vorgerückt ist, dass sie bei ihrer numerischen Ueberlegenheit den positiven Vorschlag gewissermaassen absorbiren müsste. Damit wäre vollkommen erklärt, dass die positive Schwankung wie früher auftritt, obgleich der positive Vorschlag nunmehr fortgefallen ist.

Aber die Proberechnung auf diese Voraussetzung will durchaus nicht stimmen, denn es müsste jetzt die negative Schwankung geringer ausfallen, als sie früher gewesen ist. Das trifft, wie der Versuch lehrt, nicht zu, im Gegentheil ist die negative Schwankung, wo sie ohne positiven Vorschlag auftritt, geradezu auffallend gross und wird jedesmal kleiner, wenn der Vorschlag sich wieder einfindet.

Wir halten daher unsere zweite Hypothese für aussichtsvoller, nach welcher die Doppelschwankung darauf beruht, dass die empfindlichen Elemente der Netzhaut sämmtlich zuerst die positive und darauf die negative Schwankung ausführen. Keine unserer Beobachtungen macht dieser Annahme Schwierigkeiten

Schwankungsstrom der Netzhaut des Kaninchens.

Holmgren hatte mitgetheilt, dass das Froschauge bei Eintritt des Lichtes eine positive Schwankung ausführe, während die Augen aller übrigen untersuchten Wirbelthiere (Natter, Kaninchen, Hund und Katze) bei derselben Beleuchtung eine negative Schwankung zeigten. Dieses Resultat ist offenbar sehr überraschend, denn diese beiden Schwankungen sind Qualitätsunterschiede, die darauf hinweisen, dass der Erregungsvorgang im Froschauge seiner Qualität nach durchaus verschieden sein müsste von jenem der übrigen Wirbelthiere, während wir vorläufig nicht den geringsten Anhalt haben und es auch für sehr unwahrscheinlich halten, dass der Erregungsvorgang einerseits beim Frosch, andrerseits bei den übrigen Wirbelthieren einen principiellen Unterschied darbieten sollte.

Wir sind in der Lage, es äusserst wahrscheinlich zu machen, dass die Schwankung beim Frosch und den Warmblütern unter denselben Bedingungen die nämliche ist.

Wir untersuchten von den Warmblütern das Kaninchen; ein solches wurde nach 1½ stündigem Aufenthalte im Dunkeln geköpft. Dem Auge war die Retina rasch entnommen und ein Segment derselben auf unsere Electroden gebracht worden. Nach Ablesung des Ruhestroms, der die gleiche Richtung, wie in der Froschretina, besitzt, begann die Beleuchtung. Genau so wie *Holmgren* fanden auch wir beim Eintritt des Lichtes eine einfache negative Schwankung.

Kaninchen.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
508—650	666 645	} —21	} L. u. c.	} roth.
	685	+40	f.	
	684 650	} —34	} L. u. c.	} weiss.
	?	?		

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
2. Segment der Retina.				
507—695	697	0		roth.
	?	0		weiss.
2. Auge.				
492—640	600	0		roth.
		0		weiss.

Wir sehen in unserem Versuche beim Eintritte des Lichtes eine einfache negative Schwankung, aber wir sehen noch ein zweites, dass nämlich schon die zweite Beleuchtung fast vollkommen versagt; die Retina ist unerregbar, ist todt, und wir können wohl annehmen, dass schon der erste Beleuchtungsversuch, wie rasch auch die Präparation ausgeführt werden mag, nicht mehr bei voller, sondern schon bei abnehmender Erregbarkeit des Organs ausgeführt wird. Consequenterweise müssen wir daher die beobachtete einfache negative Schwankung nicht als den Ausdruck der Thätigkeit des frischen, sondern als den des absterbenden Organs ansehen.

Und nun wollen wir sehen, welche Schwankung unsere Froschretina giebt, die sicher bei hoher Erregbarkeit untersucht worden ist, wenn wir ihre Erregbarkeit herabsetzen. Das Letztere zu erreichen hatte indess seine Schwierigkeiten, die uns erst ein Zufall überwinden lehrte.

Zu den ersten Versuchsprotokollen ist schon bemerkt worden, dass immer nur das erste Auge des Frosches zum Versuche kam; das andere blieb unbenutzt, denn dieses letztere, welches in dem abgeschnittenen Kopfe zurückgeblieben war, erwies sich $^1/_2$ Stunde nachher etwa — für den Versuch hergerichtet — unbrauchbar: die Schwankung auf Lichtreiz war gleich Null; die Retina war durch Liegen im unversehrten Auge des abgeschnittenen Kopfes vollkommen unerregbar geworden. Wir halten diese Unerregbarkeit der Retina für eine „Erstickung“, etwa durch die in ihr producirte

Kohlensäure, deren Fortschaffung resp. Abgabe nach aussen unter den obwaltenden Verhältnissen unmöglich geworden war, bewirkt. Wir werden später die Richtigkeit dieser Annahme experimentell bestätigen. Das Fehlen jeder Schwankung in jenem zweiten Auge findet man oft schon nach ungefähr 1/2 Stunde; untersucht man innerhalb dieser Zeit, so findet man Schwankungen, die von denen der frischen Retina mehr oder weniger abweichen: in der ersten Zeit nämlich ist der positive Vorschlag der Doppelschwankung auffallend klein geworden, weiterhin ist er völlig verschwunden und es ist nur die negative Schwankung geblieben, endlich hat jede Schwankung aufgehört. Letzteres Stadium fällt offenbar mit der Erstickung zusammen. Nun lässt sich annehmen, dass diese Erstickung nicht plötzlich, sondern allmälig eingetreten ist, wenn eben die Kohlensäureanhäufung (oder der O-Verlust) eine gewisse Höhe erreicht hat. So ist mit der wachsenden Kohlensäureanhäufung eine Abnahme der Erregbarkeit Hand in Hand gegangen, als deren objectiven Ausdruck wir die nun auftretenden Schwankungen anzusehen haben.

Versuch.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
Dunkelfrosch.				
1. Auge.				
513—615	561	+37	L. u. c.	roth.
	598	−58		
	540			
	599	+59	f.	
2. Auge (nach ca. 1/2 St.).				
430—540	532	0		roth.
Nach 10 M. Pause.				
		0		roth.
		0		weiss.
Nach 15 Minuten Bleichen im Licht.				
		0		roth.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
		Dunkelfrosch.		
		1. Auge.		
510—570	522	+13	L. u. c.	roth.
	535	—42		
	493			
	517	+23	f.	
		2. Auge (nach ca. 1/2 St.).		
515—545	547	0		roth.
		0		weiss.
		Dunkelfrosch.		
		1. Auge.		
515—660	645	+12	L. u. c.	roth.
	657	—12		
	645			
	669	+24	f.	
		2. Auge (nach weniger als 1/2 St.).		
512—555	550	— 7	L. u. c.	roth.
	543			
	552	+ 9	f.	
		Dunkelfrosch.		
		1. Auge.		
535—565	550	+20	L. u. c.	roth.
	570	—54		
	516			
	547	+31	f.	
		2. Auge (nach weniger als 1/2 St.).		
?	556	+ 1	L. u. c.	roth.
	557	—27		
	530			
	547	+17	f.	

Wir sehen also, dass in diesen Versuchen, in denen die Netzhaut allmälig unerregbar wird, die Schwankung sich so verändert, dass aus der Doppelschwankung der vollkommen erregbaren Netzhaut eine einfache negative Schwankung wird, oder eine negative Schwankung mit geringem positivem Vorschlage.

Nachdem wir diese Beobachtung an der Froschnetzhaut gemacht haben, wo wir uns auf sicherer Unterlage bewegen, können wir für diesen speciellen Fall schliessen, dass die beobachtete Schwankung an der Netzhaut des Kaninchens, von der wir mit vieler Wahrscheinlichkeit voraussetzen können, dass ihre Erregbarkeit in rascher Abnahme begriffen ist, nicht der Ausdruck der vollen Erregbarkeit ist, sondern dass auch die isolirte Kaninchennetzhaut, könnten wir sie nur frisch genug untersuchen, dieselbe doppelsinnige Schwankung ausführen würde, wie die des Frosches.

Angesichts dieser Ableitung könnte man auf den Gedanken kommen, dieselbe auch auf die ersten Versuchsreihen anwenden zu wollen; wir halten dieselbe aber ausdrücklich nur für diesen Fall für richtig, weil trotz einer unverkennbaren Aehnlichkeit die Ursachen der Erscheinung durchaus verschiedene sein können.

Diese gleichen Verhältnisse sind auch an anderen Geweben bekannt; wir erinnern nur an die Aehnlichkeit gewisser Erscheinungen bei der Muskelcontraction mit denen der Starre des Muskels, ohne dass man die Identität beider Vorgänge würde annehmen wollen.

Wirkung der Kohlensäure auf die isolirte Netzhaut des Frosches.

Um den Werth unserer oben ausgesprochenen Vermuthung, dass die Netzhaut des zweiten Auges in ihrer Kohlensäure erstickt war, zu prüfen, werden frisch isolirte Netzhäute, von deren voller Erregbarkeit uns die Schwankung eben überzeugt hatte, unter einer kleinen Glasglocke einem CO_2-Strome, der die Luft nur sehr unvollkommen verdrängte, ausgesetzt. Nach kaum einer Minute war ihre Erregbarkeit vollkommen erloschen. Brachte man sie nun etwas länger an die Luft, um die Kohlensäure abdunsten zu lassen, so stellte sich die Erregbarkeit wieder vollkommen her.

Nochmalige Imprägnirung mit Kohlensäure führte neuerdings zur Unerregbarkeit, welche durch Entfernen aus der CO_2-Atmosphäre wieder beseitigt wurde.

Wenn man die Netzhaut länger, als hier angegeben ist, der Einwirkung der CO_2 überlässt, so gelingt es nicht mehr, durch Lüftung die Erregbarkeit wieder herzustellen.

Auf Grund dieser Versuche ist wohl als erwiesen anzusehen, dass unsere obige Erklärung das Richtige getroffen hat. Wir möchten hier noch hinzufügen, dass diese Beobachtung nicht allein die hier vorliegende specielle, sondern eine allgemeine Bedeutung für nervöse Apparate haben dürfte.

Einfluss des Erwärmens, der Abkühlung und des Chloroforms auf die Schwankung der Netzhautströme.

Zu den Versuchen über den Einfluss von Wärme und Kälte wurden isolirte Netzhäute im verkorkten Reagensglase einige Zeit der Wärme oder Kälte ausgesetzt. Sollte die Netzhaut gefrieren, so fanden wir es zweckmässig, sie mit der zur einen Electrode dienenden Lunge in einen Platintiegel, der in einer Kältemischung stand, zu versenken und darauf wieder aufthauen zu lassen.

Für die Wirkung des Chloroforms wurde der Frosch todt chloroformirt und die nachher isolirte Netzhaut untersucht.

Dunkelfrosch.

Retina im Reagensglase 15 Min. auf 35° C. erwärmt.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
492–505	506	0		roth.
		0		weiss.
Retina ebenso 5 M. auf 39° erwärmt.				
500–520	519	0		roth.
		0		weiss.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	2. Auge: Bulbus 10 M. auf 39° erwärmt.			
?	485 483	— 2	L. u. c.	roth.
	490	+ 7	f.	
	496 493	— 3	L. u. c.	weiss.
	?		f.	

Dunkelfrosch.

Isolirte Retina 7 M. in einer Kältevermischung und wieder aufgethaut.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
?		0		roth.
		0		weiss.
	2. Auge: Retina ebenso behandelt.			
494—575	574	0		roth.
		0		weiss.

Dunkelfrosch.

Stark chloroformirt.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
525—540	542 539	— 3	L. u. c.	roth.
	544	+ 5	f.	
	539 535	— 4	L. u. c.	weiss.
	?	?		
	2. Auge.			
520—560	558 555	— 3	L. u. c.	roth.
	556	+ 1	f.	

Die mikroskopische Untersuchung dieser Netzhäute liess keine gröbere Veränderung an denselben wahrnehmen.

Wärme und Kälte scheinen bei rascher Einwirkung sehr verderblich zu wirken; die Wirkung des Chloroforms ist ähnlich derjenigen, welche wir auch bei der CO_2 gesehen haben.

Versuche zur Beurtheilung des electromotorischen Verhaltens des Pigmentepithels und der Opticusfasern.

Die folgenden Versuche wurden angestellt, um zu entscheiden 1) ob das Pigmentepithel irgend wie electromotorisch wirksam

und 2) ob die Nervenfasern des Opticusstammes bei den Schwankungen des Stromes der Retina betheiligt seien.

Versuch.

Dunkelfrosch, Halbirter Bulbus mit Retina (viel Glaskörper.)

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
520—570	570	+ 3	L. u. c.	roth.
	573	— 6		
	567			
	583	+16	f.	

Der Bulbus wurde in den Thon der einen Elektrode eingebettet; die andere Elektrode stand mit ihrer Lungenspitze im Innern des Auges.

Derselbe Bulbus mit der Chorioïdea und dem gesammten Pigmentepithel nach dem Herausnehmen der ganzen Retina.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
520—523	525	0		roth.
		0		weiss.
		0		Magnesiumflamme.

Die dem Bulbus entnommene Retina.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
513—527	525	+23	L. u. c.	roth.
	548	—40		
	508			
	558	+50	f.	

Wir lernen hieraus, dass das Pigmentepithel der Retina keine electromotorischen Fähigkeiten besitzt, und sicher nicht die Fähigkeit, auf Lichtreiz irgend ein electrisches Phänomen zu produciren.

Versuch.

Dunkelfrosch, Segment der isolirten Retina ohne Opticus.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
502—580	534	+46	L. u. c.	roth.
	580	—60		
	520			
	565	+45	f.	
	522	+32	L. u. c.	weiss.
	554	—54		
	500			
	548	+48	f.	

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	501 545 494 548	+44 −51 +54	L. u. c. f.	roth.
	Bleichung am Tageslicht.			
475—535	525 535 515 544	+10 −20 +29	L. u. c. f.	roth.
	5 Min. Pause.			
	498 505 503 506	+ 7 − 2 + 3	L. u. c. f.	roth.
	514 523 520 528	+ 9 − 3 + 8	L. u. c. f.	weiss.

Ein sonst gut conservirtes Stück der Retina bietet also dasselbe, wie eine ganze Retina. Dasselbe lehren folgende Versuche:

Versuch.

Ableitungsweise wie in den vorigen Versuchen.
Dunkelfrosch, Quadrant des Bulbus (ohne Opticus).

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
515—660	645 657 645 669	+12 −12 +24	L. u. c. f.	roth.
	656 668 660 687	+12 − 8 +27	L. u. c. f.	roth.
	662 675 664 700	+13 −11 +36	L. u. c. f.	weiss.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	Hellfrosch, Bulbusquadrant ebenso.			
513—700	710 718 714 735	+ 8 − 4 +21	L. u. c. f.	roth.
	Neue Auflage.			
512—723	727 736 729 749	+11 − 7 +20	L. u. c. f.	roth.

Wir erfahren aus den letzten Versuchen, dass die Fasern des Opticusstammes für das Auftreten der Schwankungen ohne Belang sind.

Belichtung der Stäbchenseite.

Bei unserer Methode der Untersuchung an der isolirten Netzhaut bot sich von selbst die Frage, wie sich wohl die electrischen Erscheinungen gestalteten, wenn man die Rückseite der Retina, die Stäbchenseite, belichtete.

Das Versuchsverfahren war genau dasselbe, wie in dem ersten Falle der Beleuchtung von der Vorderfläche der Netzhaut; weitere Einzelheiten ergeben die Protokolle selbst.

Dunkelfrösche.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
		1.		
531—502	496 473 508 464	+23 −34 +44	L. u. c. f.	roth.
	498 470 509 463	+28 −39 +46	L. u. c. f.	roth.
	500 475 509 470	+25 −34 +39	L. u. c. f.	weiss.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	510 484 514 471	+26 −30 +43	L. u. c. f.	weiss.

An der Sonne gebleicht und neue Ableitung.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
515—435	433 418 449 398	+15 −31 +51	L. u. c. f.	roth.
	437 413 449 396	+24 −36 +53	L. u. c. f.	weiss.

2.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
511—501	502 476 522 471	+26 −46 +51	L. u. c. f.	roth.
	509 483 530 487	+26 −47 +43	L. u. c. f.	roth.
	520 497 538 495	+23 −41 +43	L. u. c. f.	weiss.
	530 503 542 497	+27 −39 +45	L. u. c. f.	weiss.

Der Erfolg der Beleuchtung der Rückseite der purpurhaltigen Netzhaut ist demnach vollkommen identisch mit jenem bei Belichtung ihrer Vorderfläche.

Ob quantitativ ein Unterschied vorhanden ist, haben wir bisher nicht festgestellt.

Die letzten Versuche sind im Allgemeinen nur vorläufige und desshalb wohl noch nicht in den Bereich der Discussion zu ziehen.

Einfluss des Retinaepithels.

Bei Belichtung der Stäbchenseite tritt eine Complication ein, wenn die Retina ganz oder theilweise von Pigmentepithel bedeckt ist, oder wenn zwar das Epithel als deckende Platte entfernt ist, aber die Fortsätze der Zellen nach dem Abreissen von ihren Basen, mit Fuscin gefüllt, zwischen den Stäbchen stecken bleiben und den Zugang des Lichtes zu den Zapfen hindern.

Für gewisse Zwecke ist der letztere Fall ersichtlich ein äusserst günstiger, nämlich sobald es sich darum handelt, den Einfluss der Zapfenerregung auszuscheiden und nur den der Stäbchenbelichtung zu prüfen. Die Hoffnungen, welche wir besonders auf diesen Theil der Untersuchung gesetzt hatten, haben sich jedoch am wenigsten erfüllt, denn es gab hier technische, einstweilen noch nicht völlig überwundene Schwierigkeiten. So leicht es ist, aus einem Dunkelauge, nach halbstündigem Verweilen des Frosches in Eiswasser, die purpurhaltige und von einem Hellfrosche die entpurpurte Retina mit Epithel bedeckt hervorzubringen, so schwer fanden wir es, diese Bedeckung so vollkommen, wie es nothwendig gewesen wäre, zu erhalten. Glücklicherweise wurden wir darüber zeitig belehrt, als sehr zufällig die Retina eines gründlich besonnten Frosches mit vollkommnem sammetschwarzen Ueberzuge in der richtigen Lage auf die neben das Auge gelegte Lunge schlüpfte.

Dieselbe gab den Ruhestrom wie jede andere Hellretina, aber bei keiner Belichtung irgendwelche Stromesschwankung, wir mochten die Lampe über dem Präparate umherführen, wie wir wollten. Nachdem aber die spitze Lungenelectrode einmal mit grosser Vorsicht an eine andere Stelle der schwarzen Decke gesetzt worden, erschienen sogleich die bekannten gesetzmässigen Bewegungen am Galvanometer als Ausschläge mittlerer Grösse. Wir legten nun auf den kaum wahrnehmbaren Defect oder auf die Delle,

welche die Electrode in der anfänglichen Lage erzeugt hatte, ein dieselbe gerade bedeckendes sehr kleines Stückchen schwarzen Papiers, belichteten von neuem und sahen die Schwankungen wiederum ausbleiben, während sie nach dem Fortnehmen des Papiers zurückkehrten. Da die Stäbchen gewöhnlich nach Art einer aus Glasfäden gemachten Bürste durch die Fuscinzone der Pigmentepithelien in deren durchsichtige Kuppen emporragen, hätte man ein anderes Resultat erwarten können; wir müssen aber daran erinnern, dass dieses Verhalten wesentlich für die centralen Theile der Netzhaut gilt, auf welchen sich gerade anfänglich die Electrode befand und haben ausserdem aufmerksam zu machen auf den Befund des Einen von uns, nach welchem in länger belichteten Augen, trotz der Verarmung der Basen und Kuppen an Pigment zu Gunsten des Bartes, der hinten zurückbleibende Fuscinrest besonders geneigt wird, sich auf die Stäbchenenden zu legen.

Da dem stärkeren Haften des Epithels an der Retina in der Regel auch eine festere Verklebung desselben an der Chorioïdea entspricht, erhielten wir vollkommen vom Epithel bedeckte Retinae so selten, dass wir von den nur theilweise schwarz überzogenen Netzhäuten durch Zurichten mit der Scheere geeignete Stücke zu gewinnen suchten. Leider ist dies selten vollkommen ausführbar, weil das anhaftende Epithel überaus leicht die Kuppen verliert, so dass es schon ein kleines Kunststück bleibt, eine im Momente des Herausschlüpfens untadelhafte Retina ohne diesen so wesentlichen Verlust über die Lungenelectrode auszubreiten. Wir haben daher mehrfach ohne Rücksicht auf die Kuppen experimentirt, indem wir uns darauf verliessen, dass namentlich im rothen oder im Dämmerlicht gehaltene Augen Netzhäute lieferten, deren noch ungebleichte Stäbchen hinreichend Fuscin zwischen sich bergen, um die Belichtung der Zapfen auszuschliessen. Das Resultat dieser Beobachtungen war unzweifelhaft identisch mit allen früheren

und würde, zusammengehalten mit den vom belichteten Auge vorhin berichteten, sowie mit mehreren anderen an den Netzhäuten länger besonnter Frösche erhaltenen, die wir ohne Epithel, aber stark pigmentirt durch die fuscinreich zurückgebliebenen Epithelbärte fanden, entscheidend dafür sein, dass eine Netzhaut ganz allein mittelst der Stäbchen durch Licht erregt zu werden vermag, wenn man sicher wüsste, dass nicht etwa durch die Stäbchen nach vorn gegangenes Licht von dorther an der Unterlage reflectirt und zerstreut doch noch auf einem Umwege zu den Zapfen von deren Innengliedern her gelangt. Wir halten dies zwar nicht für erheblich, da die nach unserer Weise vorbereiteten Lungen an sich schon der Faserseite ein ziemlich dunkles Lager boten, und da wir keine anderen Resultate erzielten, wenn wir die Lungen zuvor mit einer schwarzen Chorioïdea überzogen; wenn wir demnach Bedenken tragen, den wichtigen Schluss zu ziehen, zu dem wir zu gelangen wünschten, so geschieht es in Erwägung des Zweifels, den man haben muss, ob wirklich alle Zapfen die Pigmentbedeckung behalten hatten, ohne welche der Versuch bei den Spuren von Licht, die hier schon von Einfluss sind, keine Beweiskraft haben kann.

Wir lassen einige Versuche reden.

Dunkelfrosch; $^1/_2$ St. auf Eis.

Stück der Retina mit vollem Epithelüberzug. Stäbchenseite beleuchtet.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
490—610	600			
	609	+ 9	L. u. c.	weiss.
	540	— 69		
	609	+ 69	f.	
	645			
	646	+ 1	L. u. c.	roth.
	490	—156		
	515	+ 25	f.	

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	Ruhestrom compensirt.			
	550	−160	L. u. c.	weiss.
	390			
	415	+ 25	f.	
	570	−130	L. u. c.	gross roth.
	440			
	520 (?)	+ 80	f.	
	575	−145	L. u. c.	klein weiss.
	430			
	550	+120	f.	
	580	−100	L. u. c.	Streichholz.
	480			
	500	+ 20	f.	
	615	− 35	L. u. c.	klein roth.
	580			
	615	+ 35	f.	
	595	− 50	L. u. c.	klein weiss.
	545			
	595	+ 50	f.	

NB. „Klein weiss“ erscheint noch schwächer leuchtend, als „klein roth“.

Retina intensiv purpurn.

Hellfrosch; $1^1/_2$ St. auf Eis.

Stück der Retina mit vollem Epithel. Stäbchenseite beleuchtet.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
650—560	640			
Strom compensirt.	635	+ 5	L. u. c.	roth.
	655	−20		
	628	+27	f.	
	630			
	625	+ 5	L. u. c.	weiss.
	658	−33		
	638	+20	f.	
	625			
	620	+ 5	L. u. c.	gross roth.
	645	−25		
	621	+24	f.	
	630			
	628	+ 2	L. u. c.	klein weiss.
	655	−27		
	636	+19	f.	

Retina ausgeblichen.

Hellfrosch; ebenso.

2. Retina.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
710—910	705			
	685	—20	L. u. c.	weiss.
	692	+ 7	f.	
	686			
	655	—31	L. u. c.	weiss.
	670	+15	f.	

Dunkelfrosch; vom Eis.

Faserseite gegen die frische Chorioïdea des Frosches gelegt.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
510—560	545			
	546	+ 1	L. u. c.	roth.
	500	— 46		
	550	+ 50	f.	
	528			
	530	+ 2	L. u. c.	weiss.
	420	—110		
	455	+ 35	f.	

NB. Auge flache Schale; im Grunde bleiben zurück: Chorioïdea und Epithelkuppen; Retina ist mit Pigmentbärten herausgenommen und umgedreht worden.

Hellfrosch; vom Eis.

Ableitung genau ebenso.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
560—400	397			
	413	—16	L. u. c.	roth.
	385	+28	f.	
	380			
	408	—18	L. u. c.	weiss.
	386	+22	f.	

Dunkelfrosch; vom Eis.

Mit der Faserseite gegen eine Chorioïdea (vom Kalbe und in derselben Weise, wie die Lungenelectroden vorbereitet) gelegt. Stäbchenseite ohne Epithel.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
640—830	635			
	610	—25	L. u. c.	roth.
	640	+30	f.	

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
2. Retina; ebenso.				
650—820	650 621 642	—29 +21	L. u. c. f.	roth.
	635 601 619	—34 +18	L. u. c. f.	weiss.
Dunkelfrosch; ebenso. Stäbchenseite mit Epithel.				
660—860	655 660 620 650	+ 5 —40 +30	L. u. c. f.	roth.
	645 650 602 620	+ 5 —48 +18	L. u. c. f.	weiss.
	644 646 602 643	+ 2 —44 +41	L. u. c. f.	roth.
	640 642 600 620	+ 2 —42 +20	L. u. c. f.	weiss.
	692 693 670 704	+ 1 —23 +34	L. u. c. f.	klein roth.
	691 650 664	—41 +14	L. u. c. f.	?
	720 665 720	—55 +55	L. u. c. f.	klein weiss.
	708 650 690	—58 +40	L. u. c. f.	klein weiss.
Hellfrosch; vom Eis, ebenso.				
780—970	785 775 790	—10 +15	L. u. c. f.	roth.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtnng.	Farbe des Lichtes.
	792 740 775	−52 +35	L. u. c. f.	weiss.
	787 770 780	−17 +10	L. u. c. f.	gross roth.
	785 750 770	−35 +20	L. u. c. f.	klein weiss.
	780 735 760	−45 +25	L. u. c. f.	Streichholz.

Curare.

Hellfrosch; auf Eis (Faserseite).

Retina chamois, mit Epithel.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom in Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
504—620	+17 −37 +24	L. u. c. f.	roth.
	+16 −34 +23	L. u. c. f.	roth.
	+11 −38 +18	L. u. c. f.	weiss.

Hellfrosch; ebenso (Stäbchenseite).

Retina mit etwas Pigment.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom in Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
520—390	−30 +10	L. u. c. f.	roth.
	−33 +19	L. u. c. f.	roth.

Im Anschlusse an diese Versuche schien es der Bemühung werth, das Verhalten einer Retina gegen Licht zu untersuchen, deren Stäbchen, so weit es ausführbar war, entfernt worden. Wir breiteten zu dem Ende die Netzhaut eines Dunkelfrosches auf

einer Glasplatte möglichst glatt aus, nachdem wir sie zuvor mit einem radiären Einschnitte versehen hatten, beleuchteten das Object mit so schwachem diffusem Tageslichte, dass der Sehpurpur gerade erkennbar wurde, und schabten die Stäbchen durch sanftes Streichen mit einem sehr scharfen Staarmesser unter Bespülung und Abpinseln mit $^{1}/_{2}$ pCt. NaCl-Lösung so weit ab, dass vom Purpur nichts mehr zu erkennen blieb. Da dies ohne Zerreissung auf der ganzen Retina nicht zu erzielen war, begnügten wir uns etwa mit der Hälfte der Membran, die im Uebrigen nicht wesentlich alterirt schien. Nach dem Versuche mikroskopisch untersucht, wies die Hinterseite keine in situ erhaltenen Stäbchen auf, sondern höchstens wenige Bruchstücke abgeknickter Aussenglieder, während von den Zapfen noch viele erhalten waren, worauf die folgenden Resultate vielleicht zu beziehen sind.

Retina ohne Stäbchen.

(Wahrscheinlich von der hinteren Fläche belichtet.)

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
510—370	415 425	—10	L. u. c.	roth.
	423	+ 2	f.	
	440 447	— 7	L. u. c.	weiss.
	443	+ 4	f.	
	451 461	—10	L. u. c.	roth.
	457	+ 4	f.	

Einschleichen und Ausschleichen des Lichtreizes.

Wenn man das beleuchtende Licht durch geeignetes Drehen an einem sehr beweglichen Gashahne allmälig entstehen oder verschwinden lässt, so bekommt man häufig gar keine oder nur eine schwache Schwankung, während plötzliche Beleuchtung oder Entfernung des Lichtes die erörterten grossen Schwankungen zu erzeugen vermag. Z. B.

Dunkelfrosch.

Ruhestrom.	Ausschläge.	Beleuchtungsart.
510—522	0	langsames Entstehen von Roth.
	+30	plötzliches Verschwinden von Roth.
	+20	plötzliches Roth.
	+ 8	langsames Verschwinden dieses Roth.

Wir erfahren aus diesem und ähnlichen Versuchen, dass bei genügender Langsamkeit der Lichteinwirkung auf die Netzhaut keine durch die Schwankung bemerkbare Erregung stattfindet.

Flackerndes Licht.

Um für unsere Zwecke passendes flackerndes Licht zu erzeugen, wurde der zum weissen Lichte führende Schlauch mit der Hand rhythmisch comprimirt. Die Methode genügte in ihrer Einfachheit für einige im Allgemeinen orientirende Versuche.

Der Erfolg eines solchen Versuches ist der, dass entsprechend dem Kommen und Schwinden des Lichtes die zugehörigen positiven Schwankungen sich gewissermassen superponiren, so dass man einen grösseren Ausschlag erhält, als durch den ersten vollen Eintritt des Lichtes. Bald aber hört diese Superposition auf und die Schwankung geht trotz des Flackerns rasch zurück; ob durch den Nullpunkt hindurch, ist nicht beobachtet worden. Für uns war von besonderer Bedeutung, dass, gemäss unserer Voraussetzung, das Flackerlicht die Retina gewissermassen tetanisirte.

Z. B.

Dunkelfrosch.

Faserseite oben. Flackerlicht.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
510—740	470	+45	L. u. c.	weisses Licht.
	515	—33		
	482			
	552	+70	f.	

Ruhestrom.	Schwankungsstrom.	In Scalentheilen.	Belichtung.	Farbe des Lichtes.
	465 530	+65		Flackerlicht.
	480 550	+70		Flackerlicht.

Um endlich noch eine Vorstellung von der electromotorischen Reaction der Retina auf äusserst schwache Belichtung zu geben, schliessen wir mit einem Versuche, bei welchem die Retina eines Dunkelfrosches von der Faserseite her durch das blau-violette Licht beleuchtet wurde, das von dem einer Gasflamme übrig blieb, welche hinter ein 10 cm. im Lichten messendes mit concentrirter Kupferoxydammoniaklösung gefülltes Glas mit planparallelen Wänden gestellt worden. Das Licht war so wenig intensiv, dass wir das Präparat darin kaum zu erkennen vermochten.

Ruhestrom.	Schwankungsstrom in Scalentheilen.	Belichtung.
580—660	+ 7 —32	L. u. c.
	?	f.
	+13 —25	L. u. c.
	+15	f.
	+11 —25	L. u. c.
	+22	f.

Ueber die Wirkung von Trypsin in Säuren und von Pepsin und Trypsin aufeinander.

Von Dr. **Karl Mays.**

Vor Kurzem hat *Engesser*[1]) aus Rinderpankreas ein Präparat dargestellt, von dem er annimmt, dass es kein freies Enzym, sondern nur das Zymogen enthalte und dessen verdauende Kraft während der Magenverdauung nicht beeinträchtigt werde. Die Annahme, dass das Präparat nur Zymogen enthalte, wurde durch die gewiss richtige Ueberlegung von *C. A. Ewald*[2]), dass die *Engesser*'sche Bereitungsweise eine der günstigsten zur Ueberführung des Zymogens in das Enzym sei, als unhaltbar erkannt. Ausserdem ist die Säure des Magens gewiss ein günstiges Mittel, um etwa vorhandenes Zymogen in das Enzym überzuführen. Die Angabe von *Engesser*, dass sein Präparat der Pepsinverdauung widerstehe, steht somit, da man freies Enzym darin anzunehmen berechtigt ist, mit der Angabe *Kühne*'s im Widerspruch, dass das Trypsin durch Pepsin zerstört werde, und wurde ausserdem durch einen Versuch von *C. A. Ewald* widerlegt, der diese Widerstandsfähigkeit gegen ein kräftiges Pepsin-Säure-Gemisch nicht constatiren konnte. Nun aber berichtet *C. A. Ewald* die von ihm selbst als sehr merkwürdig bezeichnete Thatsache, dass das *Engesser*'sche Präparat auch in salzsäurehaltiger Lösung (0,3 pCt.) Fibrin verdaue, während *Kühne* gefunden hatte, dass 0,5 pro Mille HCl die Grenze sei, bis zu welcher reines Trypsin einige Zeit ohne Schaden in Verdauungstemperatur erhalten werden könne.

---

[1]) Deutsches Arch. f. klin. Med. XXIV. S. 539 ff.

[2]) Zeitschrift f. klin. Med. I. Heft 3.

Diese widersprechenden Angaben forderten zu einer erneuten Untersuchung über das Verhalten des Trypsins zu Säuren und über die wechselseitigen Beziehungen zwischen Pepsin und Trypsin auf.

Da die Salzsäure an und für sich das Trypsin so leicht zerstört, wurde zunächst eine andere, organische Säure genommen und mit der Essigsäure begonnen. Sie wurde gewählt, da *Kühne* sie bei der Darstellung des Trypsins sowohl in der Kälte als auch bei Verdauungstemperatur angewandt hatte und dabei schliesslich das reine, äusserst wirksame Enzym erhielt. Es musste dazu ein künstlicher Magensaft bereitet werden, welcher einen bestimmten Procentsatz an Essigsäure enthielt, und zu diesem Zwecke wurde folgendermassen verfahren: 106 gr. Schweinemagenschleimhaut wurden oberflächlich gewaschen und mit 300 ccm einer Essigsäure digerirt, welche in 100 ccm H_2O 3 ccm Eisessig enthielt. Nach 24 Stunden wurde abzufiltriren versucht. Es filtrirte eine stark fadenziehende Masse äusserst langsam und bald stockte die Filtration vollständig. Es war mir dabei aufgefallen, dass das Gemisch, so lange es auf Verdauungstemperatur erhalten war, viel weniger zähflüssig erschien als beim Erkalten und es zeigte sich in der That, dass, nachdem die Filter wieder auf 40^0 C. gebracht und dabei erhalten worden waren, die Filtration, wenn auch langsam, so doch gleichmässig weiter ging. Im Filtrate hatte sich am andern Morgen ein flockiger Niederschlag ausgeschieden. Die darüber befindliche Flüssigkeit wurde nun mit kohlensauerm Natron neutralisirt und zur Entfernung der Salze 24 Stunden in laufendem Wasser dyalisirt, nachdem die Mischung thymolisirt war, um jede Fäulniss zu verhüten. Am folgenden Tage war das Volum des künstlichen Magensaftes im Dyalisator auf ungefähr das doppelte gestiegen. Diese neutrale Flüssigkeit wurde jetzt auf 1 pCt. Eisessig gebracht.

Zur Darstellung einer wirksamen Pankreasflüssigkeit wurde

die Methode gewählt, die sich im hiesigen Laboratorium oft genug bewährt hat und wie sie von *Kühne* ausführlich beschrieben ist. Die salicylsaure Lösung wurde mit Alkohol gefällt, die Fällung mit Aether gewaschen und in H_2O gelöst. Ein Theil davon löste, nachdem er mit Soda schwach alkalisch gemacht worden war, in wenigen Minuten Fibrin vollständig auf. Das übrige wurde ebenfalls auf 1 pCt. Eisessig gebracht und folgende Versuche mit den beiden Flüssigkeiten bei Verdauungstemperatur angestellt:

1. Magensaft von 1 pCt. Eisessig + Fibrin,
2. Magensaft von 1 pCt. Eisessig + Pankreassaft von 1 pCt. Eisessig zu gleichen Theilen,
3. Pankreassaft von 1 pCt. Eisessig + Fibrin,
4. verdünnte Essigsäure (1 pCt. Eisessig) + Fibrin.

Die Proben standen von $4^3/_4$ Uhr Nachmittags bis zum andern Morgen um 9 Uhr bei Verdauungstemperatur und zeigten dann folgende Veränderungen:

1. Fibrin gelöst bis auf ganz geringe Reste,
3. Fibrin zeigt sehr starken Zerfall,
4. Fibrin gequollen,

2. wird nun schwach alkalisch gemacht, thymolisirt und Fibrin zugesetzt. Dasselbe geht im Laufe des Tages, wenn auch langsam in Lösung. Der Versuch zeigt also, dass künstlich bereiteter Pankreassaft bei einem Gehalte von 1 pCt. Eisessig auf Fibrin noch wirkt, wenn auch die Wirksamkeit bedeutend herabgesetzt ist. Dass die Essigsäure allein keine andere als quellende Wirkung hat, zeigt die Controlprobe. Ausserdem aber wird daraus erkannt, dass ein Magensaft, der bei diesem Säuregrad noch Fibrin in Lösung bringt, die tryptische Wirkung des Pankreassaftes zwar verlangsamt, aber, in der Zeit des Versuches wenigstens, dieselbe nicht vollständig aufzuheben im Stande ist.

Weitere Versuche wurden mit Salicylsäure angestellt und diese ergaben für die gestellte Aufgabe sehr werthvolle Resultate.

Bei diesen Versuchen stand mir ein gereinigtes Pepsin zu Gebote, welches in wässriger Lösung mit Natronlauge stark alkalisch gemacht, nach dem Zusatze eines Tropfens einer verdünnten Kupfersulfatlösung eine rein blaue Lösung gab. Von der wässrigen Lösung dieses Pepsins wurden 5 ccm mit 5 ccm HCl 0,2 pCt. versetzt und in diese Mischung Fibrin gethan. Nach einer Viertelstunde war dasselbe vollkommen gelöst, während eine Probe mit derselben Quantität Salzsäure von gleicher Concentration nur Quellung zeigte. Weitere 5 ccm der wässrigen Pepsinlösung wurden mit 5 ccm Salicylsäure von 0,2 pCt. versetzt, zur Controle 5 ccm Salicylsäure der gleichen Concentration mit 5 ccm H_2O verdünnt, ferner dieselbe Pepsin-Säure-Mischung hergestellt, nur mit dem Unterschiede, dass die Pepsinlösung gekocht war, und die Gemische mit Fibrin auf Verdauungstemperatur gebracht. Beim Zusatz der Salicylsäure zur Pepsinlösung entstand eine geringe Trübung, die sich in Zeit einer Viertelstunde etwas vermehrte. Nach dieser Zeit war das Fibrin noch wenig gequollen, während es in der reinen Salicylsäure starke Quellung aufwies. Nach 24stündigem Verbleiben im Verdauungsofen zeigte das Fibrin in der reinen Salicylsäure, sowie in der Probe, bei welcher die Pepsinlösung gekocht war, keine weitere Veränderung; in der ungekochten Pepsinlösung war dagegen nur ein geringer Rückstand vorhanden. Es war also offenbar, dass Pepsin auch in Salicylsäure wirksam ist; es war aber in diesem Falle, wo mit reinem Materiale gearbeitet wurde, auch möglich, über die Producte der Lösung Aufschluss zu gewinnen. Es wurde von dem geringen Rückstande abfiltrirt und auf etwa in Lösung vorhandenes Eiweiss mit Essigsäure und Ferrocyankalium geprüft. Die Lösung blieb klar. Natronlauge und Kupfervitriol erzeugten eine rothe Lösung; es war also offenbar Pepton gebildet worden, da die rothe Lösung des Kupfersulfats sich nur noch auf Hemialbumose beziehen könnte, diese aber durch Essigsäure und Ferrocyankalium gefällt wird.

Mit dem gleichen Pepsin wurden auch Versuche über seine Wirkung auf Pankreassaft in salicylsaurer Lösung angestellt. Diese Versuche waren aber gewiss auch die geeignetsten, um eine etwaige Einwirkung des Trypsins auf das Pepsin aufzufinden, da die Wirkung des pankreatischen Enzyms in Salicylsäurelösung dieser Concentration dem geeignetsten alkalischen Gemische nur wenig nachsteht. Das Pepsin hatte aber, wie sich aus dem Versuch ergeben wird, keine Schädigung erlitten.

Der Versuch wurde folgendermassen angestellt. Die wässrige, neutral reagirende Pepsinlösung wurde in 2 Theile getheilt, von denen der eine gekocht wurde. Beide wurden nun mit den gleichen Mengen einer Pankreasflüssigkeit von 1 pro Mille Salicylsäure versetzt und auf Verdauungstemperatur gebracht. Nach 24 Stunden wurde jedes der beiden Gemische in 2 Theile getheilt, je ein Theil alkalisch gemacht und thymolisirt und je ein Theil mit der gleichen Menge von HCl 0,2 pCt. versetzt. In alle 4 Proben kam gekochtes Fibrin, und die Verdauung wurde 36 Stunden fortgesetzt. In keinem der Gemische war nach so langer Zeit eine Spur von Fäulniss eingetreten. Es war bei diesem Versuch eine sehr genaue Controle möglich, da je zwei Proben vollkommen gleich waren nur mit dem Unterschiede, dass in der einen das Pepsin durch Kochen zerstört war, in der andern nicht. Beim Vergleich der Proben, in denen einmal das Pepsin in Salicylsäure gewirkt hatte, das anderemal durch Kochen zerstört war und die beide alkalisch gemacht und mit Fibrin der Verdauungstemperatur ausgesetzt waren, zeigte sich folgendes Verhalten: In der Probe mit gekochtem Pepsin war ein geringer Rückstand. Wurde von diesem abfiltrirt, so gab Essigsäure und Ferrocyankalium nur noch eine ganz geringe Trübung. In der Probe, in der das Pepsin gewirkt hatte, war ebenfalls Alles bis auf einen geringen Rückstand gelöst, das Filtrat gab aber mit Essigsäure und Ferrocyankalium eine stärkere Trübung, die sich bald in

Gestalt von Flöckchen zu Boden setzte. Dass hier übrigens auch noch eine Umwandlung des gelösten Eiweisskörpers zu Stande kam, wurde dadurch bewiesen, dass die Niederschläge mit Ferrocyankalium bis zum andern Tag aufbewahrt wurden, während der Rest der Mischung bis zur selben Zeit im Verdauungsofen blieb. Die Trübung, die jetzt mit Essigsäure und Ferrocyankalium erzeugt wurde, war bedeutend geringer wie Tags zuvor und nicht stärker als in der Probe mit gekochtem Magensafte. Bei den angesäuerten Proben war der Unterschied, wie sich erwarten liess, ein bedeutender. In dem Falle, in dem Pepsinlösung gekocht war, erschien das Fibrin zwar angefressen und es war ein Theil in Lösung gegangen, im Filtrat aber entstand ein beträchtliches Neutralisationspräcipitat. Ein Theil des Fibrins war also zu Syntonin gelöst gewesen. Die ungekochte Pepsinlösung hatte aber ihre volle Wirksamkeit behalten. Hier war nur ein ganz geringer Rückstand zu finden und das Filtrat zeigte bei sehr vorsichtiger Neutralisation keine Spur von Präcipitat. Es war also in diesem Versuch eine unzweifelhafte Einwirkung des Pepsins auf das Trypsin zu constatiren, indem die Umwandlung des gelösten Eiweisses in Pepton in der Probe, in der das Pepsin gewirkt hatte, entschieden langsamer von Statten ging als in derjenigen, in welcher bei sonst ganz gleichen Verhältnissen das Pepsin zerstört war. Eine vollständige Zerstörung des Enzyms hatte jedoch nicht stattgefunden. Das Pepsin dagegen war in seiner Wirkung durch den Pankreassaft nicht beeinflusst worden.

Um aber zu entscheiden, ob das Pepsin nicht doch eine Veränderung erlitten hätte, die in zeitlichen Differenzen zu erkennen wäre, wurden 2 Proben bereitet, die gleich waren in ihrer Zusammensetzung, aber in deren einer die Pankreasflüssigkeit gekocht war. Die Gemische bestanden aus folgenden Theilen:

5 ccm Pankreassaft Salicylsäure 1 pro Mille,

\+ 5 „ Pepsinlösung (wässrige Lösung),

+ 5 ccm Salicylsäure 2 pro Mille,
+ 10 „ „ 1 „ „ .

Nach 24stündiger Digestion wurden beide filtrirt und zur bequemeren Vergleichung auf schnellere Wirksamkeit gebracht, indem von jedem 10 ccm mit 10 ccm HCl 0,2 pCt. versetzt wurden. Beide Gemische brachten jedoch eine Fibrinflocke in der gleichen Zeit in Lösung.

Der nächste Versuch bestand in der Wiederholung des von *Kühne* angegebenen Verfahrens, bei welchem schwache alkalische oder besser neutrale Pankreasflüssigkeit gemischt wurde mit einer Pepsinlösung, die nur 0,5 pro Mille[1]) Salzsäure enthielt, durch welche Concentration nach *Kühne*'s Angaben das Trypsin schon vollständig zerstört würde. Zugleich wurde untersucht, wie die Säure bei dieser Concentration allein wirkte und endlich festgestellt, wie das Pepsin in der gleichen Mischung allein wirkte, wobei wieder eine gekochte und eine ungekochte Probe zum Vergleich dienten. Es kamen also in den Verdauungsofen:

1. 5 ccm neutralisirte Pankreasflüssigkeit (gewöhnliche Darstellungsweise),
   + 5 ccm wässrige Pepsinlösung (1 pro Mille Pepsin),
   + 10 „ HCl 1 pro Mille,
   + 20 „ HCl 0,5 pro Mille,

so dass das ganze Gemisch 40 ccm, von dem Salzsäuregehalt 0,5 pro Mille betrug.

2. Das gleiche Gemisch, nur statt 5 ccm Pepsinlösung 5 ccm H_2O.
3. Das gleiche Gemisch wie 1, wobei jedoch die Pankreasflüssigkeit gekocht wurde.
4. Wie 3, nach Zusatz von Pankreasflüssigkeit und Pepsin gekocht.

---

[1]) Bei Procentangaben der Salzsäure ist in dieser Arbeit immer der Gehalt an reinem Chlorwasserstoff gemeint.

In die beiden letzten Gemische kamen frische Fibrinflocken.

Nach 24stündiger Verdauung ergab sich folgender Befund:

3. Fibrin gelöst, geringer Bodensatz,

4. Fibrin etwas gequollen.

Trotzdem dass also hier die Säure so verdünnt angewandt wurde, dass sie Fibrin nur schwach zum Quellen brachte, war in der pepsinhaltigen Lösung doch eine vollständige Lösung des Fibrins eingetreten. Der geringe Bodensatz, der sich in 3 befand, war schon bei Anfang des Versuchs entstanden und scheint aus dem in der Pankreasflüssigkeit enthaltenen Leukoïd zu bestehen.

1. wurde nun in 2 gleiche Theile getheilt, ein Theil mit der gleichen Menge HCl 0,2 pCt. versetzt (1.a.), ein Theil neutralisirt, auf 1 pCt. Soda gebracht und thymolisirt (1.b.).

2. wurde neutralisirt, auf 1 pCt. Soda gebracht und thymolisirt. In alle drei Gemische kam Fibrin. Nach 5 Stunden war das Fibrin in 1.a gelöst, in 1.b unverändert, ebenso in 2. Nach weiteren 12 Stunden der Verdauung war in diesem Resultate keine Aenderung eingetreten.

Dieser Versuch bestätigt also die Angabe *Kühne*'s, er zeigt jedoch, dass in diesem Falle auch die Säure allein genügt hatte, das Trypsin zu zerstören, ein Punkt, auf den ich unten zurückkommen werde.

Bei diesem Resultate musste die Angabe von *C. A. Ewald* sehr auffallend erscheinen und sein Versuch zunächst wiederholt werden. Ich liess mir daher von den Herren Gebr. *Keller* in Freiburg das *Engesser*'sche Präparat kommen und stellte mit diesem genau denselben Versuch an, wie ihn *C. A. Ewald* angegeben hat. Demgemäss wurde angesetzt:

1 gr. *Engesser*'sches Pulver,
+ 20 ccm HCl 0,3 pCt.,
+ 5 gr. rohes Fibrin;

hier konnte nur ein Missverständniss in Bezug auf die Menge

des Fibrins bestehen, da natürlich, wenn in dem Versuch trockenes Fibrin angewandt wurde, die Menge viel grösser sein musste als wenn es in frischem, eben ausgewässertem Zustande gewogen wurde. Ich bediente mich des letzteren Präparats und zwar nachdem das Wasser mit den Händen leicht ausgepresst war. So stellt das Gemisch sehr bald eine gequollene Masse dar, die das Glas ganz erfüllt. Daneben wurde die gleiche Mischung angesetzt, aber die Flüssigkeit wurde gekocht, ehe das Fibrin hineingethan wurde. *C. A. Ewald* sah nach 2 Stunden das Fibrin zu einer trüben Flüssigkeit gelöst; bei meiner Beobachtung, die zweimal in ganz der gleichen Weise ausgeführt wurde, zeigte sich nach dieser Zeit in beiden Proben nur die gleiche Quellung, nach circa 6 Stunden jedoch begann die Probe, in der das Pankreaspulver nicht gekocht war, sich zu verflüssigen und nachdem über Nacht noch die Verdauungstemperatur erhalten war, war das Fibrin der gekochten Portion nur gequollen, das der ungekochten dagegen in eine trübe, schlammige Flüssigkeit mit starkem Bodensatze verwandelt. Ich glaube den Unterschied in der Zeit, der sich hier gegenüber dem Versuch von *C. A. Ewald* herausgestellt hat, auf Inconstanzen des Rinderpankreas beziehen zu müssen, wenigstens ist es mir hier in der letzten Zeit vorgekommen, dass Rinderpankreas, welches, wie es hier zu geschehen pflegt, unter ganz gleichen Bedingungen und in ganz derselben Weise mit Alkohol und Aether entfettet war, zeitliche Differenzen in seiner Wirksamkeit zeigte. Auch hinsichtlich der Verdauungsproducte war mein Resultat etwas verschieden von dem von *C. A. Ewald.* Beide Gemische wurden zunächst auf Filtra gebracht. Von dem ungekochten filtrirte langsam eine vollkommen klare Flüssigkeit; dieselbe gab bei genauer Neutralisation ein schwache Trübung; diese neutrale Flüssigkeit gab jedoch in der Siedehitze ein beträchtliches Coagulat und mit Essigsäure und Ferrocyankalium eine starke Fällung. Es schien also hier das Anfangsstadium

tryptischer Verdauung vorzuliegen, wobei veränderte Albumine in gemeine, in der Hitze coagulable übergeführt werden. In dem Versuch von *C. A. Ewald* wäre dann die Verdauung noch weiter gegangen, indem er mit Essigsäure und Ferrocyankalium nur eine schwache Trübung erhielt.

Dass es sich wirklich um die Anfänge der tryptischen Verdauung handle, konnte durch eine Reaction nachgewiesen werden, welche für diese charakteristisch ist. Die Verdauungslösung gab nämlich mit Bromwasser eine schöne violette Färbung, und nach einiger Zeit bildete sich ein violetter Bodensatz. Es war nur noch zu untersuchen, ob diese Reaction nicht aus dem angewandten Pankreaspräparate stammte, wo der Körper ja durch Selbstverdauung hätte entstehen können, obwohl seine Löslichkeit in Alkohol ihn bei dieser Bereitungsweise nicht oder höchstens nur in Spuren erwarten liess. Das letztere ist nun in der That auch der Fall; denn ein filtrirtes Decoct des *Engesser*'schen Pankreaspulvers gibt mit Brom eine sehr geringe Spur violetter Färbung, die weit schwächer ist als die des Verdauungsgemisches.

In dem Filtrat des Gemisches dagegen, welches unter ganz den gleichen Bedingungen, wie das eben genannte, gehalten war, nur mit dem Unterschiede, dass es gekocht war, ehe das Fibrin hineinkam, war keine Spur von Bromreaction zu erkennen.

Da auf diese Weise sicher gestellt war, dass es sich hier um eine tryptische Verdauung handle, musste gefragt werden, welches der Unterschied zwischen diesem Versuch und dem obigen sei, welcher *Kühne*'s Angaben bestätigte, und dieser besteht in der Menge des Fibrins, die in Verdauung gegeben wurde, oder mit andern Worten, die absolute (im Gegensatze zur procentischen) Menge der Säure war in dem Versuch von *C. A. Ewald* unzureichend. Diese Voraussetzung wurde durch das Experiment leicht bestätigt. Zu diesem Zwecke wurde die nämliche Mischung von 1 gr. *Engesser*'schem Pulver und 20 ccm HCl 0,3 pCt. angesetzt,

jedoch nur eine Flocke Fibrin hineingethan und das Ganze auf Verdauungstemperatur gebracht. Nach 24 Stunden fand sich die Fibrinflocke nur gequollen; beim Filtriren ergab sich ein ziemlich leicht filtrirendes etwas opalescirendes Filtrat, welches mit Bromwasser keine Reaction gab.

Dass übrigens das *Engesser*'sche Präparat gar kein Zymogen enthält, zeigt folgender Versuch. Nach *Heidenhain*'s Angaben ist eine geringe Menge schwacher Essigsäure im Stande, aus dem Zymogen sehr schnell das Enzym abzuspalten, während diese Abspaltung in alkalischer Flüssigkeit sehr verzögert wird. Es wurden daher zwei Proben von 0,5 gr. des *Engesser*'schen Pulvers einmal mit 1 ccm Essigsäure, die 1 ccm Eisessig auf 100 H_2O enthielt, daneben mit 15 ccm 1 pCt. Sodalösung in den Verdauungsofen gebracht. Nach 5 Minuten wurden beide herausgenommen, die erste Probe neutralisirt, und nun auch 15 ccm einer 1 pCt. Sodalösung versetzt und beide mit Fibrin wieder in den Ofen gestellt. Die Lösung des Fibrins ging in Beiden fast gleich schnell von Statten, sogar zufällig in der nicht mit Säure behandelten Probe etwas rascher. Der Versuch wurde nach dem Filtriren nochmals wiederholt und nun war gar kein Unterschied in der Lösungszeit zu constatiren.

Es wurde nun versucht, ob das Präparat, welches im hiesigen Laboratorium stets mit sehr gutem Erfolg bei Verdauungsversuchen verwendet wird, sich nicht ganz gleich verhalte, wie das *Engesser*'sche; es stellte sich jedoch heraus, dass dies nicht vollkommen zutraf. Um das Präparat noch möglichst vom Bindegewebe zu befreien, wurde es in einem Mörser zerrieben und durch ein feines Sieb gesiebt. Von dieser gesiebten Masse wurde nun gleichfalls 1 gr. mit 20 ccm HCl 0,3 pCt. und 5 gr. Fibrin in den Verdauungsofen gebracht; nach 36stündiger Einwirkung der Verdauungstemperatur zeigte sich jedoch das Fibrin nur gequollen. Die Masse wurde nun auf ein Filter gebracht, von dem

aber kein Tropfen ablief. Durch Aufgiessen von etwas Wasser wurde ein opalescirendes Filtrat erhalten, in welchem Bromwasser keine Spur von Reaction zeigte. Es gab aber bei der Neutralisation eine starke Fällung, von der eine vollkommen klare Flüssigkeit abfiltrirte, welche in der Siedehitze sich stark trübte. Es ist hier, da die Bromreaction fehlte, nicht mit Sicherheit zu behaupten, ob überhaupt pankreatische Wirkung eingetreten war, wiewohl die Anwesenheit von coagulabelem Eiweiss dies wahrscheinlich macht. Der Hauptunterschied in der Bereitungsweise der beiden Präparate ist der, dass das *Engesser*'sche Pulver gewonnen wird, indem die Drüse langsam ihres Wassers beraubt wird bei der Temperatur von 40° C., bei welcher Selbstverdauung eintritt, während bei dem hiesigen Präparate sich die Möglichkeit der Selbstverdauung auf die Zeit beschränkt von dem Augenblicke, wo das Organ dem Thiere entnommen wird, bis zu der Zeit, wo sie in grossen Ueberschuss von Alkohol geworfen wird, eine Zeit, die wohl für gewöhnlich einige Stunden beträgt, in der aber die Drüse in einer Temperatur sich befindet, die unter der günstigsten Verdauungstemperatur liegt, so dass die Selbstverdauung nicht so weit wird von Statten gehen können. Da aber das hiesige Präparat die kräftigste Selbstverdauung beginnt, sobald es in die geeignete Lage gebracht wird, so war dieser Unterschied zu beseitigen, indem man das Präparat in Wasser aufschwemmte und nun bei einer Temperatur von 40° C. wieder zur Trockene eindampfte. Mit dem so dargestellten Präparate wurde jedoch kaum ein anderer Erfolg erzielt als mit dem direct verwandten Pankreas, jedenfalls eine weit geringere Wirkung als mit dem *Engesser*'schen Präparate. Es wurde hier auch wieder 1 gr. so bereitetes Pankreaspulver mit 20 ccm HCl 0,3 pCt. und 5 gr. ausgepresstem, frischem Fibrin 24 Stunden auf Verdauungstemperatur erhalten, nach welcher Zeit das Fibrin stark aufgequollen war und etwas in Zerfall begriffen schien; es filtrirten

nur wenige Tropfen davon ab, aus denen bei genauer Neutralisation alles Eiweiss ausfiel. Mit Hülfe von etwas Wasser wurde eine grössere Menge Filtrat erhalten, welches eine starke Neutralisationsfällung gab; das Filtrat hiervon zeigte in der Siedehitze eine geringe Trübung.

Es gelang mir aber schliesslich doch, von dem hiesigen Präparate ein Verdauungsgemisch zu erhalten, welches ganz wie das von mir angewandte *Engesser*'sche Pulver und zwar schon bei der Selbstverdauung sowie auf Fibrin wirkte. Zu diesem Zwecke wurde etwas mehr des getrockneten Pankreas und eine noch etwas verdünntere Salzsäure angewandt, nämlich 2 gr. des diesmal nicht zerriebenen und gesiebten Pankreas blieben mit 20 gr. Salzsäure 0,2 pCt. über Nacht auf Verdauungstemperatur. Am andern Morgen war ziemlich viel gelöst und die Flüssigkeit reagirte noch stark sauer. Es filtrirte davon eine leicht filtrirende klare Lösung, die mit Bromwasser sich deutlich violett färbte, bei genauer Neutralisation keinen Niederschlag gab, während sich aus der neutralisirten Lösung in der Siedehitze ein starkes Coagulat abschied. Von der neutralisirten Lösung wurden nun 20 ccm mit 20 ccm HCl 0,2 pCt. versetzt, die Flüssigkeit in 2 Hälften getheilt und in die eine 5 gr. rohes, in die andere 5 gr. gekochtes Fibrin gebracht, die wie oben gewogen waren, nachdem das Wasser mit der Hand ausgepresst war. Nach 30stündigem Verweilen im Verdauungsofen war in beiden Proben viel Fibrin gelöst, die Flüssigkeit über dem rohen Fibrin klar, über dem gekochten etwas opalescirend. Ebenso verhielten sich die Filtrate, von denen das vom gekochten Fibrin beim Neutralisiren der sauren Lösung eine schwache Trübung zeigte, während das vom rohen dabei vollkommen klar blieb. Beim Kochen entstand in beiden neutralisirten Lösungen ein beträchtliches Coagulat, welches sich im Ueberschuss von Essigsäure löste, während aus dieser sauren Lösung Ferrocyankalium wieder einen beträchtlichen Niederschlag erzeugte.

Bei diesem Versuche hatte also die stärkere Salzsäure als die, die in dem *Kühne*'schen Versuch angewandt worden war, nicht genügt, das Trypsin zu zerstören; denn dass hier wirklich eine tryptische Verdauung vorlag, zeigte wieder die Bromreaction welche, wie ich hier hervorheben muss, mit dem Decoct des hiesigen Pankreaspräparates nicht gelingt. Dass ferner die Salzsäure allein nicht gewirkt hatte, war daran zu erkennen, dass kein Syntonin in Lösung war. Eine Einwirkung auf das Trypsin schien jedoch dennoch stattgefunden zu haben; denn seine Wirkung war nach dem Versuche entschieden verlangsamt. Um dies zu untersuchen, wurde das eine Filtrat (es war das vom ungekochten Fibrin) mit Alkohol gefällt und der Niederschlag, nachdem er noch mit Aether behandelt war, in wenig Wasser gelöst und alkalisch gemacht. Dies Gemisch brauchte nahezu einen halben Tag, um eine Fibrinflocke in Lösung zu bringen.

Während also bei der Wiederholung des *Kühne*'schen Versuchs eine schwächere, aber im Verhältniss zu dem der Verdauung ausgesetzten Eiweisskörper in grösserer Menge vorhandene Salzsäure das Trypsin zu zerstören im Stande war, war dies hier durch die concentrirte, aber in geringerer Menge angewandte Säure nicht erzielt, trotzdem dass die Einwirkungszeit eine etwas längere war.

Es fragte sich nun, ob nicht doch eine stärkere Einwirkung des Pepsins als der Säure allein nachzuweisen wäre und es wurde dies auch bestätigt für den Fall, dass die Verdauung frühzeitiger unterbrochen wurde. Die Zeit, in der diese kräftigere Wirkung des Pepsins erkannt werden kann, ist nun allerdings eine sehr kurze. Es zeigte sich nämlich, dass nach einer halben Stunde das Trypsin schon nahezu zerstört war und zwar in der pepsinhaltigen Probe nur wenig mehr als in derjenigen, die nur Säure enthielt. Der Versuch verlief folgendermassen: Nachmittags 3 Uhr kamen die gleichen Mischungen, wie

sie oben bei dem *Kühne*'schen Versuche angewandt worden waren in den Ofen, wurden aber nach einer halben Stunde filtrirt, alkalisch gemacht, thymolisirt und mit Fibrin versetzt. Im Laufe des Nachmittags war an den Fibrinflocken ausser mässiger Quellung keine Veränderung eingetreten; erst am anderen Morgen war die Verdauung soweit gegangen, dass in beiden Proben nur noch geringe Fibrinreste übrig waren; und zwar war in dem pepsinhaltigen Gemische etwas mehr übrig geblieben als in dem, welches nur Säure enthielt.

Eine etwas stärkere Wirkung des Pepsins war also in diesem Versuche wohl zu erkennen; unterbricht man jedoch die Verdauung noch früher, so wird der Unterschied sehr deutlich. In dem Versuch, der dies erkennen liess, wurde etwas weniger Säure und etwas weniger Pepsin angewandt. Es kamen nämlich in den Verdauungsofen:

a) 5 ccm neutralisirter Pankreassaft,
 + 5 „ Pepsin, wässrige Lösung von 0,1 pCt.
 + 5 „ H_2O
 + 15 „ Salzsäure 0,1 pCt.

b) wie a; nur Wasser statt Pepsin.

Nach 15 Minuten wurden beide herausgenommen, filtrirt, neutralisirt, zu je 9 ccm 1 ccm einer 10 pCt. Sodalösung gesetzt, thymolisirt und mit Fibrin in den Verdauungsofen gestellt. Zur Controlle wurde daneben eine entsprechend verdünnte, aber etwas Salicylsäure enthaltende Pankreasflüssigkeit mit Fibrin gestellt, welche trotzdem, dass sie unter ungünstigeren Bedingungen verdaute als die alkalische Lösung, dennoch das Fibrin in kürzerer Zeit zur Lösung brachte, als die alkalische Lösung, in der vorher die Salzsäure allein zur Wirkung gekommen war. Nach 5 Stunden jedoch war in der letzteren das Fibrin gelöst, während die Lösung, in der das Pepsin gewirkt hatte, an dem Fibrin keine andere Veränderung als eine leichte Quellung

hervorzubringen im Stande war, was also deutlich zeigt, dass in diesem Falle das Trypsin vom Pepsin in saurer Lösung stärker angegriffen war als von der gleichen Menge Säure ohne Pepsin.

Da aus allen diesen Versuchen mit Salzsäure hervorging, dass schon eine sehr geringe Menge der Säure hinreichte, um das Trypsin zu zerstören, konnte daran gedacht werden, dass auch organische Säuren und namentlich die Salicylsäure auch eine Einwirkung haben würde, wenn sie in grösserer Concentration angewandt würde und dies ist in der That der Fall, wie folgender Versuch zeigt. Die Mischung:

5 gr. Pankreasflüssigkeit (von 0,1 pCt. Salicylsäure),
\+ 25 gr. Salicylsäure 2 pro Mille,
\+ etwas Salicylsäure in Substanz

blieb über Nacht im Verdauungsofen. Am andern Morgen wurde das Gemisch filtrirt, neutralisirt auf 1 pCt. Soda gebracht, thymolisirt und Fibrin hineingethan. Im ganzen Verlauf des Tages zeigte das Fibrin nur mässige Quellung und auch nachdem die Proben nochmals über Nacht gestanden hatten, war nichts geändert.

Dass bei einem gleichen Versuch, wobei aber noch Pepsin angewandt wurde, natürlich auch Zerstörung des Trypsins eingetreten war, versteht sich nach dem eben angeführten Versuch von selbst.

Aus allem diesem geht hervor, dass das Trypsin von Säuren zerstört wird, der Concentrationsgrad und die Zeit der Einwirkung, durch welche dies zu Stande gebracht wird, jedoch verschieden ist, dass ferner das Pepsin in dieser Beziehung die Wirkung schwacher Säuren unterstützt und endlich, dass das Trypsin nur dann in verdünnten Mineralsäuren verdaut, wenn die der Verdauung zu unterwerfenden Eiweisssubstanzen im Verhältniss zur angewandten Säure in einer gewissen Menge vorhanden sind.

Zur Wirkung des Curare.

Von

J. Steiner.

§ 1. Einleitung.

Die rasche Lähmung der intramusculären Nervenenden der Wirbelthiere (mit Ausnahme der Fische) durch das Pfeilgift Curare war und ist eine feststehende Thatsache. Zweifelhaft hingegen blieb die Lähmung der motorischen Nervenstämme. *Cl. Bernard*, *Kölliker* und *Haber* haben zwar Versuche mitgetheilt, durch welche der Beweis für die Lähmung auch der motorischen Stämme geliefert sein sollte, aber ich habe späterhin ausführlich dargethan, dass jene Versuche bei Weitem nicht das angestrebte Ziel zu erreichen vermögen [1]).

Viel näher steht dem gewünschten Resultate ein Versuch von *W. Kühne* [2]). In demselben werden Frösche mit kleinen Dosen Curare vergiftet, bei welchen, wenn sie sich von der Vergiftung zu erholen beginnen, die Reizung des motorischen Nerven, an seiner Peripherie ausgeführt, schon vollkommen wirksam ist, während der gleiche Reiz von dem centralen Nervenende aus auf den Muskel noch ohne Wirkung bleibt. Aber dieser Versuch ist aus naheliegenden Gründen nicht eindeutig. Endlich schien eine Versuchsreihe, die *A. v. Bezold* [3]) angestellt hatte, allen Ansprüchen gerecht werden zu können.

---

[1]) Das amerikanische Pfeilgift Curare. Leipzig 1877. S. 6—9.

[2]) *W. Kühne.* Ueber die Wirkung des amerik. Pfeilgiftes. *Reichert*'s und *du Bois-Reymond*'s Archiv. 1860.

[3]) *A. v. Bezold.* Untersuchungen über das Pfeilgift etc. Ebenda 1860.

Einem Frosche wurden in der Kniekehle der einen Hinterpfote die Blutgefässe unterbunden und sämmtliche Weichtheile mit Ausnahme des Nerven durchschnitten. Hierauf wurde der Frosch stark vergiftet, in einen mit Wasserdampf gesättigten Raum gesetzt und nach circa 3 Stunden mit dem Myographion die Geschwindigkeit der Leitung im N. ischiadicus bestimmt. Im Gegensatz zu der normalen Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 28 Metern per Secunde fand nun *v. Bezold* jene auf der unterbundenen Seite gegen die nicht unterbundene Seite etwa bis auf die Hälfte herabgesetzt.

Man hatte dieser Versuchsanordnung wohl den Vorwurf gemacht, dass der Nerv bei der Unterbindung leiden müsse und dass aus diesem Grunde die Leitung verzögert sein könne, aber dieser Einwand verkennt vollständig die eigentliche Bedeutung jener Anordnung, bei der es ausschliesslich auf Ermittlung des Vorganges ankommt, der im Nerven zwischen den beiden Reizpunkten statt hat. Dagegen habe ich vor mehreren Jahren gegen die Beweiskraft jener Versuche einen Einwand erhoben, der viel schwerwiegender ist: Es fehlen nämlich zu jenen Versuchen Controlversuche, welche darüber Aufschluss zu geben hätten, wie sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in dem Nerven eines Beines verhält, dessen Blutgefässe ebenfalls unterbunden worden sind, ohne dass eine Vergiftung des Frosches nachgefolgt ist. Bei der Schärfe der angewandten Methode ist der Verdacht nicht so ohne Weiteres von der Hand zu weisen, dass die circa zweistündige Anämie des Nerven die Leitung der Erregung in der angegebenen Weise beeinträchtigt — also auch ohne Curare. So lange dieser Einwand nicht beseitigt ist, können die sonst vortrefflichen Versuche *Bezold*'s die gestellte Frage nicht beantworten.

In den nachfolgenden Zeilen will ich über Versuche berichten, welche auf einem bisher unbetretenen Wege die Entscheidung anstreben sollen, ob durch das Curare eine Lähmung auch der motorischen Stämme herbeigeführt wird.

§ 2. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle im motorischen Nerven.

Anstatt nämlich die oben erwähnten Controlversuche auszuführen, ist es vorzuziehen, das myographische Verfahren, wie es *Bezold* angewendet hatte, vollkommen aufzugeben; an Stelle des Muskels das Galvanometer zu setzen und mit Hülfe des Differential-Rheotoms die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung (der Reizwelle) im motorischen Nerven zu bestimmen. Diese Methode hat zunächst den directen practischen Vortheil, dass an dem zu vergiftenden Frosche keine vorbereitenden Operationen, wie Gefässunterbindungen etc., die immerhin unbequem sind, gemacht zu werden brauchen, weil eben jene Bestimmung ausschliesslich am Nerven ohne Beihülfe des zugehörigen Muskels ausgeführt wird.

Ueber Einrichtung und Benutzung des Rheotoms kann ich auf die Originalabhandlung von *J. Bernstein* verweisen[1]; ich werde mich auf einige Bemerkungen beschränken, unter Anderem um etwaige Abänderungen des ursprünglichen Verfahrens zu rechtfertigen.

Das Curare, dessen ich mich bediente, kam aus einer Calebasse, welche aus der chemischen Fabrik von *Schuchardt* stammte. Es wirkt wesentlich schwächer, als das Curare von *Merck*, denn es vergingen wohl 20 Minuten, bis grössere Frösche nach Einverleibung von starken Dosen völlig gelähmt waren. Dieser anscheinende Nachtheil hatte dagegen die Annehmlichkeit, den Ablauf der Vergiftung in die Länge zu ziehen und die Herzthätigkeit, auch nach längerer Einwirkung, unbeeinträchtigt zu lassen.

Ein halbes Gramm von diesem Curare wurde fein pulveri-

[1]) *J. Bernstein.* Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. Heidelberg 1871.

sirt, in 10 cc. kochenden Wassers gelöst und die Lösung filtrirt. So erhielt ich eine 5 procentige Lösung, von welcher 1 cc., also 0,05 g. einem Frosche unter die Rückenhaut gespritzt wurde mit der Vorsicht, jedes Ausfliessen aus der Stichwunde zu vermeiden. Die Frösche befanden sich in einer feuchten Kammer, worin sie circa 4 Stunden bis zum Beginn des Versuchs aufbewahrt wurden.

Nachdem das Rheotom im Gange war und die nöthigen Bestimmungen, wie die des Nullpunktes etc., ausgeführt waren, wurden die beiden N. ischiadici eines jener vergifteten Frösche präparirt und durch einen Faden (regelmässig am centralen Ende) mit einander verbunden; hierauf wurde am peripheren Ende derselben ein gemeinschaftlicher Querschnitt angelegt und das Präparat nun durch Thonstiefelelectroden in den ableitenden Kreis (mit Längs- und Querschnitt) aufgenommen. Der Ruhestrom wird in der vorgeschriebenen Weise compensirt und der Nerv an seinem centralen Ende durch Platinelectroden gereizt, welche durch einen Schlüssel zu einem grossen Schlitten führen, aus welchem die Eisenkerne entfernt waren. Die secundäre Rolle war über die primäre geschoben, in deren Kreis sich 6 *Grove*'sche Elemente von der gebräuchlichen kleinen Form befanden. Da nach den bekannten Versuchen von *Bernstein* die negative Schwankung kein Latenzstadium besitzt, so genügt zur Bestimmung ihrer Fortpflanzungsgeschwindigkeit eine Reizung des Nerven, für welche ein Punkt möglichst fern von den den Strom ableitenden Electroden gewählt wird. In meinen Versuchen betrug diese Entfernung durchschnittlich 30 mm. Die Anwendung dieser einen entfernten Reizstelle hatte den weiteren Vortheil, dass ich nicht nöthig hatte, um mich vor electrotonischen Erscheinungen zu schützen, in den Hauptkreis des Schlittens noch eine Nebenschliessung einzuschalten, um Schliessungs- und Oeffnungsschlag möglichst gleich zu machen. Die Folge davon ist die grössere

Reizstärke, welche ihrerseits wieder eine grössere negative Schwankung erzeugt, wodurch man genauer den Zeitpunkt am Rheotom bestimmen kann, in welchem die negative Schwankung ihren Anfang nimmt.

Als Galvanometer diente eine *Wiedemann*'sche Bussole, nach *du Bois-Reymond*'scher Construction, deren Magnet mit Hülfe des *Hauy*'schen Stabes vollständig aperodisch gemacht war.

Waren die Versuche an den curarisirten Fröschen beendet, so wurden ganz in derselben Weise auch unvergiftete Frösche von gleicher Temperatur untersucht. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle fand ich in Uebereinstimmung mit *Bernstein* bei einer Temperatur von 15° C. zu 28 Metern in der Secunde.

Als ich nun die Versuche mit den in angegebener Weise vergifteten Fröschen ausgeführt hatte, ergab sich das zunächst überraschende Resultat, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle im Hüftnerven vollkommen unverändert geblieben war.

Berechnet man aber aus den Versuchen die Dauer der negativen Schwankung, die wir mit ϑ bezeichnen wollen, so erhalten wir für dieselbe folgende Werthe:

Versuch.	ϑ
I.	0,00143 Sec.
II.	0,00120 „
III.	0,00120 „
IV.	0,00156 „

d. h. also für ϑ einen Mittelwerth = 0,00134 Secunden.

Dagegen ergab die Untersuchung der Dauer der Reizwelle im Nerven von unvergifteten Fröschen folgenden Werth:

Versuch.	ϑ
V.	0,00077 Sec.
VI.	0,00084 „
VII.	0,00072 „

für ϑ also einen Mittelwerth = 0,00077 in hinreichender Ueber-

einstimmung mit der Angabe von *Bernstein*, der die Dauer der Reizwelle ϑ = 0,0007026 Sec. bestimmt hat.

Aus den gefundenen Werthen hatte *J. Bernstein* die Länge der Reizwelle berechnet zu λ = 18,76 mm. für den normalen Nerven.

Unsere Versuche zeigen die Dauer der negativen Schwankung im vergifteten Nerven bedeutend vergrössert, und dementsprechend steigt der Werth für die Länge der Reizwelle auf λ = 37,73 mm., also ungefähr auf das Doppelte; ein Resultat unserer Versuche, mit dem wir uns vor der Hand würden zufrieden geben können.

Indess lässt sich dieses letztere, meiner Meinung nach, in sehr bestimmter Weise interpretiren. Ueberlegt man nämlich, dass die Stämme der Hüftnerven aus motorischen und sensiblen Nervenfasern gemischt sind und dass die Schwankung sich in beiden Faserarten nach beiden Richtungen (doppelsinnig) fortpflanzt, so kommen bei der Reizung der Hüftnerven jedesmal die Schwankungen beider Faserarten zusammen im Galvanometer zur Anschauung. Nun aber wissen wir, dass die peripheren Enden der motorischen Nerven schon gelähmt sind zu einer Zeit, wo die Hautenden der sensibeln Nerven es noch nicht sind. Wenn weiterhin thatsächlich eine Lähmung auch der Stämme eintreten sollte, so ist mit höchster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass dieselbe früher die motorischen, als die sensiblen Stämme ergreifen wird, weil sie offenbar von der Peripherie nach dem Centrum aufsteigt (am Centrum verhalten sich beide Faserarten gleich). Unter solchen Umständen wird die Aussage des Rheotoms, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle die normale ist, auch bei unserem vergifteten Nerven nur soviel beweisen, dass die eine der beiden Faserarten noch die normale Geschwindigkeit ihrer Reizwelle besitzt, während die Reizwelle der anderen Faserart irgendwie alterirt sein kann. Finden wir nun die Dauer der

Reizwelle in dem gemischten Nervenstamme so bedeutend vergrössert, wie es in unserem Versuche der Fall ist, so können wir diese Vergrösserung der Dauer darauf beziehen, dass jene zweite Faserart ihre Schwankung später begonnen hat, als die erste, welcher sie sich nun, um eine gewisse Zeit verspätet, anschliesst. Diese Verspätung des Eintritts der Schwankung ist aber die Folge der Verzögerung der Leitung, welche durch das Gift und zwar entsprechend unserer obigen Auseinandersetzung, in den motorischen Fasern hervorgerufen worden ist.

Diese Interpretation findet, glaube ich, weiterhin eine Stütze in einer Erscheinung, welche bei Durchsicht der Versuchsprotokolle auffällt. Zu diesem Zwecke will ich ein Protokoll von unvergifteten und ein zweites von vergifteten Nerven hier einschieben und neben einander stellen.

I. Versuch (unvergiftet.)

$Sch_1 = 0,922$
$Sch_2 = 0,897$

Sch	Abl	Cp	NS	Uf
0,907	0	+ 15	— 3	23
0,908	—1/2			
0,909	—1/2			
0,930	— 3			
0,935	— 1			
0,941	0			
0,939	—1/2			
0,940	—1/2			20

II. Versuch (vergiftet.)

$Sch_1 = 0,922$
$Sch_2 = 0,897$

Sch	Abl	Cp	NS	Uf
0,907	0	+ 30	— 8	20
0,908	0			
0,909	—1/2			
0,910	—1/2			
0,935	— 3			
0,940	— 2			
0,943	— 1			
0,945	—1/2			
0,947	—1/2			
0,948	0			

Ich möchte nun die Aufmerksamkeit des Lesers auf folgenden Punkt lenken: In der Rubrik NS ist die negative Schwankung verzeichnet, welche man auf Reizung bei dauernd geschlossenem Nervenkreise erhält; sie beträgt im I Versuch — 3. Die Rubrik Sch enthält

die Schieberstellungen des Rheotoms und Abl die dazugehörigen Ablenkungen, welche eintreten, wenn das Rheotomrad durch eine Rotation einerseits den Nervenkreis unterbricht und andrerseits den Nerven reizt. Man sieht, dass ungefähr in der Hälfte des Versuches eine Ablenkung auftritt mit dem gleichen Werthe — 3. Diese Erscheinung kehrt in unseren Versuchen an unvergifteten Fröschen, wenigstens dem Werthe für NS sich annähernd, immer wieder und ist auch in den *Bernstein*'schen Protokollen zu finden. Anders ist dies Verhältniss bei den vergifteten Nerven: Man erreicht während der Unterbrechung des Nervenstromes durch das Rheotomrad auf Reizung des Nerven fast niemals den Werth für die negative Schwankung wie bei dauernd geschlossenem Kreise. Im II Versuche z. B. ist NS — 8, während man in der Rubrik Abl keinen höheren Werth als — 3 findet (Auf die Thatsache, dass in den Giftversuchen NS meistentheils grösser ausfällt, als in den Normalversuchen, komme ich weiter unten noch zu sprechen).

Dieser Umstand scheint mir für die obige Auffassung zu sprechen und er wäre dadurch erklärt, dass die beiden Schwankungen, die der sensiblen und jene der motorischen Nervenfasern im vergifteten Thiere nun nicht mehr zusammenfallen, sondern aufeinander folgen, so dass sie im Rheotom niemals die Höhe des dauernd geschlossenen Nervenkreises erreichen können.

Aus der Zunahme der Dauer der negativen Schwankung im Hüftnervenstamme glauben wir demnach eine beginnende Lähmung in den motorischen Fasern folgern zu dürfen, eine Lähmung, welche sich documentirt in einer Verzögerung der Leitung, deren Grösse man aus den für ϑ gefundenen Werthen auch berechnen kann, wenn man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle im Hüftnerven selbst kennt. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle, die wir mit G bezeichnen wollen, war in unseren obigen Curareversuchen folgende:

Versuch.	G.
1.	30,0 Meter.
2.	25,7 „
3.	25,7 „
4.	25,0 „

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den motorischen Fasern (ϑ = ca. 0,00070) berechnet sich demnach:

Versuch.	G.
a.	18,3 Meter.
b.	18,9 „
c.	18,9 „
d.	15,2 „

Man könnte den vorliegenden Bestimmungen über die Dauer der negativen Schwankung unter dem Einflusse des Curare noch den Vorwurf machen, dass die Vergrösserung der Dauer der Schwankung Folge der Ermüdung ist, welche auf die wiederholten Reizungen ausnahmslos eintreten muss. Dagegen sprechen indess schon die drei Bestimmungen bei Normalfröschen, welche oben angeführt worden sind. Andrerseits wurde eine zu jenen Curareversuchen analoge Versuchsreihe durchgeführt, in welcher nur das Ende der negativen Schwankung mit Hülfe des Apparates aufgefangen wurde, während ihr Anfang aus der mit 28 Metern in der Secunde angenommenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit berechnet worden ist.

In solcher Weise angestellte Versuche ergaben ebenso zweifellos eine beträchtliche Verlängerung der Dauer der negativen Schwankung. Bei ihrer vollen Conformität mit den ersten Versuchen erscheint ihre numerische Aufführung überflüssig.

Die nächstliegende Aufgabe war offenbar die, den gleichen Versuch an den motorischen Wurzeln isolirt auszuführen: entweder mit Ableitung der Schwankung an den Wurzeln und Reizung des Stammes oder umgekehrt.

Aber ich habe von der Lösung dieser Aufgabe aus zwei Gründen absehen zu müssen geglaubt, nämlich einmal, weil bei der geringen Grösse unserer Frösche die Wurzeln wenig günstige Dimensionen zur Ausführung jenes Versuches darbieten, andrerseits aber, weil die Längenbestimmung des Nerven unter diesen Verhältnissen mir nicht sicher genug erschien, um geringere Differenzen der Leitungsgeschwindigkeit, wie sie hier thatsächlich auftreten, scharf genug zur Anschauung bringen zu können. Diesen Uebelständen gegenüber schienen die hier ausgeführten Bestimmungen genügende Beweiskraft besitzen zu können.

Demnach glauben wir bewiesen zu haben, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung in den motorischen Nerven des Frosches durch Curare bedeutend verzögert wird. Da nun der Vorgang der negativen Schwankung identisch ist mit dem Vorgange der Erregung, so haben wir die bisher nur bedingungsweise anerkannte Richtigkeit der *v. Bezold*'schen Versuche auf einem neuen Wege bestätigt und können jetzt mit aller Sicherheit es aussprechen, dass das Curare die Leitung der Erregung in den motorischen Nerven des Frosches und wahrscheinlich aller Wirbelthiere um ein Bedeutendes verzögert.

Wenn in den *Bezold*'schen Versuchen die Verzögerung der Leitung trotz der kurzen Vergiftungszeit grösser ausgefallen ist, so liegt dies daran, dass *Bezold* 1) grössere Dosen angewendet hat (0,08) als ich, und dass 2) sein Gift wesentlich wirksamer war, als das meinige.

Der Einwand, den ich selbst gegen die volle Richtigkeit der *Bezold*'schen Versuche am Myographion gemacht habe, liess sich übrigens bequem am Rheotom controliren. Ein Frosch, dem das Herz ausgeschnitten worden war, blieb in diesem Zustande über eine Stunde im feuchten Raume liegen. Am Rheotom untersucht, fand sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reiz-

welle vollkommen normal, so dass ich jenen Einwand gern fallen lasse.

Das Myographion hat also seiner Zeit den Nachweis geführt, dass das Curare die Leitung der Erregung in den motorischen Nervenstämmen verzögert — das Rheotom zeigt heut die Verzögerung der Leitung der Reizwelle unter den gleichen Bedingungen; ein Resultat, welches für die allgemeine Physiologie der Nervenfaser und weiterhin wohl auch für die der Muskelfaser insofern von Bedeutung ist, als es einen erwünschten Beitrag liefert für die Identität des Vorganges der Erregung mit dem der negativen Schwankung.

§ 3. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle in den sensiblen Nerven.

Die Integrität der sensiblen Nerven während einer Curarevergiftung war von allen Autoren anerkannt worden, so sehr, dass man versucht hatte, daraus einen Beweis zu holen gegen die Identität der motorischen und sensiblen Nervenfasern. In neuerer Zeit hatte *C. Lange*[1]) Versuche beschrieben, welche darauf ausgingen, zu zeigen, dass auch die sensiblen Nerven durch das Gift afficirt würden. Später habe ich von ähnlichen, mit gleichem Erfolge ausgeführten Versuchen Mittheilung gemacht, aber hinzugefügt, dass das Resultat doch einigermassen unsicher wäre[2]).

Ganz unerwarteter Weise bietet das Rheotom eine vortreffliche und wohl die einzige längst gesuchte Gelegenheit, die Frage nach dem Verhalten der sensiblen Nervenstämme während der Curarisirung definitiv zu entscheiden. Vergegenwärtigt man sich unsere obige Auseinandersetzung, so folgt aus derselben, dass, wenn man bei Untersuchung des Hüftnerven mit dem Rheotom eine Verringerung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reiz-

---

[1]) Experiment. Beiträge z. Lehre vom amerikanischen Pfeilgifte. Zeitschrift f. Biologie Bd. IV. S. 397. — [2]) a. a. O.

welle ausfindig macht, dies mit bezogen werden muss auf die im Stamme befindlichen sensiblen Nervenfasern. Das aber kann man hierbei im Voraus bemerken, dass eine etwaige Affection der sensiblen Stämme erst sehr spät anzutreffen sein dürfte, und zweitens, dass es sich wahrscheinlich immer nur um eine Schwächung der Function, nicht um eine totale Lähmung wird handeln können.

In den folgenden Versuchen wurden die Frösche mit 0,033 g. Curare (subcutan applicirt) vergiftet und bei 15° C. in feuchtem Raume 24 Stunden lang aufbewahrt. Um diese Zeit war der Herzschlag noch vollkommen kräftig, nicht weniger als bei einem normalen Frosche.

Was die Geschwindigkeit der Leitung im normalen Froschnerven betrifft, so habe ich in eigens darauf gerichteten zahlreichen Versuchen für die Temperatur 15° C. einen Werth gefunden, der sich zwischen 25—30 Meter per Secunde bewegte. Darunter habe ich die Geschwindigkeit niemals angetroffen.

Das Resultat der Versuche war nun folgendes:

Versuch.	G.
VIII.	22,666 Meter.
IX.	18,666 „
X.	21,666 „
XI.	19,411 „
XII.	23,846 „

Es ergiebt sich also, dass nach 24stündiger Einwirkung einer nicht zu mässigen Curaredose ein deutlich nachweisbares Ergriffensein auch der sensiblen Nerven zu constatiren ist.

Gewiss tritt die Wirkung bei den sensiblen später, ein als bei den motorischen Nerven; das ist aber kein principieller, sondern nur ein relativer Unterschied, der auf die verschiedene anatomische Anordnung ihrer, namentlich peripheren Enden sich wird zurückführen lassen können. Für eine künftige Theorie der Curarewirkung ist diese Differenz ohne Belang; hier kommt

es allein darauf an, den Nachweis zu führen, dass endlich auch die sensiblen Nervenfasern dem Einflusse des Giftes erliegen, ähnlich wie die motorischen Fasern.

Was in diesen Versuchen die Dauer der negativen Schwankung betrifft, so ist dieselbe immer noch verlängert, sie beträgt:

Versuch.	ϑ.
1.	0,00143 Sec.
2.	0,00132 „
3.	0,00121 „
4.	?
5.	0,00132 „

Auch hier erscheint es wahrscheinlich, dass die eine Reizwelle und zwar die der motorischen Fasern jener der sensiblen verspätet sich anschliesst und wir können daraus folgern, dass auch bis jetzt immer noch keine totale Lähmung, sondern nur eine Verzögerung der Leitung in den motorischen Fasern eingetreten ist. Wie gross diese letztere ist, lässt sich leicht berechnen. Es wird nämlich sein:

Versuch.	G.
a.	13,600 Meter.
b.	11,724 „
c.	13,913 „
d.	?
e.	14,095 „

Aus dieser Berechnung ersieht man, dass mit der Dauer der Vergiftung die Verzögerung der Leitung in den motorischen Fasern gewachsen ist. Wenn diese Zunahme nicht proportional mit der Dauer der Vergiftung zugenommen hat, so ist das nicht befremdend, da wir im Allgemeinen voraussetzen können, dass derlei Vorgänge wohl in keinem Falle proportional der Zeit verlaufen, sondern dass vielmehr in der ersten Zeit der Vergiftung die erheblichsten Fortschritte gemacht werden.

Ob es in den Stämmen überhaupt jemals zu einer totalen Lähmung, wie in den intramusculären Enden kommt, lässt sich aus unseren Versuchen nicht voraussagen und vielleicht überhaupt nicht experimentell entscheiden. Denn bei weiterer Steigerung der Dosis wird auch die Herzthätigkeit gelähmt und damit hört jeder Versuch auf. Wie dem auch sein möge, gewiss ist, dass eine totale Lähmung der Stämme nach 24 Stunden der Vergiftung mit immerhin beträchtlicher Dosis nicht vorhanden ist.

Wir glauben demnach dargethan zu haben, dass auch die sensiblen Nervenstämme in ihrer Leitungsfähigkeit beeinträchtigt sind, zu einer Zeit, wo zwar auch die motorischen Stämme afficirt, aber durchaus noch nicht absolut gelähmt sind.

Das Resultat ist von Werth sowohl für eine Theorie der Curarewirkung, als ebenso für die allgemeine Nervenphysiologie, insofern als damit jener oben erwähnte mögliche Einwand gegen die Identität der motorischen und sensiblen Nervenfaser beseitigt ist.

§ 4. Der Nervenstrom.

Funke[1]) und danach *v. Bezold*[2]) hatten beobachtet, dass die negative Schwankung des Nervenstromes unter dem Einflusse des Curare gar keine Einbusse erleidet. In Anbetracht der Bedeutung, welche die negative Schwankung für den Erregungsvorgang in der Nervenfaser besitzt, und angesichts der totalen Unfähigkeit eines mit Curare vergifteten Muskels indirect erregt werden zu können, konnte sich namentlich *Funke* nicht entschliessen, an eine Einwirkung des Curare auf die Nervenfaser zu glauben, hielt es vielmehr für ein geringeres Wagniss, an die Stelle, wo der Nerv in den Muskel übergeht, ein Organ einzuschieben, welches

1) Bericht d. sächs. Gesellschaft etc. 1859. S. 1.
2) A. a. O.

er durch das Curare gelähmt dachte, um auf diese Weise jenen Grundversuch zu erklären.

Diese Hypothese hatte sich mit Recht keines Beifalls zu erfreuen; man war vielmehr zu der Anschauung gekommen, dass dem Curare gegenüber die intramusculären Enden, deren baldige Lähmung zweifellos ist, sich eben anders verhalten, als ihre Stämme.

An uns tritt nun ebenfalls die Frage heran, wesshalb die Schwankung des Nerven trotz der Curarisirung und der dadurch bedingten Verzögerung der Leitung an numerischem Werthe nicht verloren hat. Auch diese Frage vermag das Rheotom zu beantworten. Schaltet man während eines Rheotomversuches das Rheotom selbst aus dem Kreise aus, wie es stets geschieht, um den Ruhestrom zu compensiren und tetanisirt den Nerven mittelst der Unterbrechungen des Rheotomrades, so beobachtet man im Fernrohr eine Schwankung, die sich in keiner Weise unterscheidet von der eines unvergifteten Nerven. Schaltet man aber das Rheotom wieder ein und beobachtet den Zeitpunkt, wo die Schwankung beginnt, so erkennt man, dass sie um eine gewisse Zeit verspätet eintritt in dem curarisirten Nerven. Es ist nämlich bei der schon an sich äusserst geringen Zeit, welche die Schwankung braucht, um von dem Orte ihrer Entstehung bis zu den ableitenden Electroden zu gelangen, die Verspätung in dem vergifteten Nerven so gering, dass sie im Galvanometer nicht zur Wahrnehmung gelangen kann, um so weniger als dieses letztere uns zwar mit aller Schärfe unterrichten kann über die Anwesenheit von Strömen und deren Stärke, aber niemals über deren zeitlichen Verlauf. Darüber kann nur das Rheotom Auskunft geben, wie es ja thatsächlich geschehen ist.

So lange die Geschwindigkeit der Leitung in dem Nervenstamme noch einen namhaften Werth hat, also selbst nur einige Meter in der Secunde, wird die Schwankung im Galvanometer normal erscheinen. Die Schwankung wird erst ganz verschwinden

oder wenigstens bedeutend abnehmen, wenn die Verzögerung der Leitung im Nerven unendlich oder nahezu unendlich gross geworden ist.

Ganz ebenso verhält sich die Sache selbst für den Fall, dass die Schwankung des vergifteten Nerven vergrössert erscheinen sollte, weil diese Vergrösserung einer secundären Wirkung des Curare, der Hyperämie, ihre Entstehung verdankt.

So wird selbst der noch viel wunderlichere Fall verständlich, dass die negative Schwankung vergrössert erscheinen kann, obgleich ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit herabgesetzt ist.

Was die Vergrösserung der electromotorischen Wirkungen des vergifteten Nerven betrifft, so haben seiner Zeit schon *Funke* und *v. Bezold* den Ruhestrom und die negative Schwankung vermehrt gesehen. *H. Roeber*[1]) fand das Verhältniss des Ruhestromes beim giftfreien und vergifteten Nerven, wie 100 : 110; in unseren Versuchen erscheint die negative Schwankung der vergifteten Nerven fast stets bedeutend vergrössert, selbst noch 24 Stunden nach der Vergiftung (s. die Versuchsprotocolle am Schluss). *Roeber* leitete die Zunahme der electromotorischen Wirkungen der Muskeln aus der Blutüberfüllung ab, welche in Folge der Curarisirung stets aufzutreten pflegt. Auch die Zunahme der electromotorischen Erscheinungen im Nerven erklärt jener Autor aus der gleichen Thatsache: die Wirkung des Curare auf die electromotorischen Fähigkeiten des Nerven ist demnach nur eine secundäre und gehört dem Gifte, als solchem selbst, nicht an.

§ 5. Die Curarewirkung bei Fischen.

Es ist jetzt hinreichend festgestellt, wie sehr sich die Curarewirkung bei den Fischen unterscheidet gegen die bei den übrigen Wirbelthieren: sie tritt hier trotz grosser Dosen erst sehr spät ein.

[1]) Ueber d. Einfluss des Curare auf die electromotorische Kraft der Muskeln und Nerven. *Reichert*'s u. *du Bois-Reymond*'s Archiv 1869.

Ich habe seiner Zeit zur Erklärung dieses auffallenden Unterschiedes darauf hingewiesen, dass die Blutmenge der Fische eine auffallend geringere ist, als die der übrigen Wirbelthiere und dass davon jener Unterschied abgeleitet werden könnte. (Fische: Blut: Körpergewicht = 1 : 63; übrige Wirbelthiere = 1 : 16). Nur ein Fisch, bemerkte ich, besitzt die gleiche Blutmenge, wie die übrigen Wirbelthiere, nämlich das Neunauge (1 : 19,4) und dieses müsste, wenn jene Erklärung zutreffen soll, ebenso rasch durch Curare zu lähmen sein, wie die übrigen Wirbelthiere. Ich hoffte, im Laufe der Zeit Gelegenheit zur Ausführung jenes Versuches am Neunauge finden zu können.

Mittlerweile wurde ich von befreundeter Seite aufmerksam gemacht, dass dieser Versuch von *P. Bert* schon und zwar mit negativem Erfolge ausgeführt worden ist[1]). Als ich die Originalmittheilung jenes Autors durchsah, fand ich, dass er die Injection bei Petromyzon marinus, welches regelmässig grosse Thiere sind, mit 5 mg. Curare durch Stich in den Schwanz gemacht hat und dass hierauf die Lähmung erst spät eingetreten ist.

Nun habe ich schon früher auf den Fehler aufmerksam gemacht, bei Fischen eine wirkliche subcutane Injection ausführen zu wollen: Bei der Straffheit der Muskulatur und des subcutanen Bindegewebes fliesst aus der Stichwunde der grösste Theil der injicirten Flüssigkeit wieder aus. Bei Fischen muss man solche Injectionen in die Bauchhöhle machen. Ausserdem ist erwiesen, in welch hervorragender Weise gerade die Wirkung des Curare vom Körpergewicht abhängig ist, so dass 5 mg. für ein Seeneunauge unter allen Umständen eine minimale Dose ist. Wenn nun der *P. Bert*'sche Versuch negativ ausgefallen ist, so kann dieses Resultat Folge der mangelhaften Injection und der zu kleinen

---

[1]) Note sur quelques points de la physiologie de la Lamproie. Annales des sciences natur. etc. T. VII. 1867. S. 371.

Dose gewesen sein — Grund genug für mich, um den geplanten Versuch trotzdem noch auszuführen. Im letzten Januar bin ich nun endlich in den Besitz eines Neunauges (Petromyzon fluviatilis) von circa 30 cm. Länge und 100 gr. Gewicht gelangt. Ein Aal von demselben Gewicht hatte in meinen früheren Versuchen bei 1 cg. Gift $1^1/_2$ Stunde bis zu vollständiger Lähmung gebraucht. Dieses Neunauge war bei derselben Dosis in 7 Minuten vollkommen gelähmt und reagirte auf keinen mechanischen Reiz. Es ist leider nur ein Versuch und ich kann nicht verlangen, dass man meine obige Erklärung als bewiesen hinnimmt. Aber noch ein solches Neunauge habe ich nicht wieder auftreiben können.

Ammocoetes branchialis von circa 4 gr. Gewicht, die man sich hier bequem verschaffen kann, geben kein bestimmtes Resultat, was mir nicht unerwartet kam, weil ich schon früher angegeben habe, wie sich bei kleinen Fischen jene Differenz gegen die übrigen Wirbelthiere vollkommen verwischt.

Versuche I—IV.

Sch_1 = Moment, wo der Nervenkreis geschlossen wird; Sch_2 = Moment, wo der Nervenkreis geöffnet wird. Sch = Stellung des Rheotomschiebers; Abl = Ablenkungen, welche bei der Reizung eintreten, in Theilen der Scala angegeben; Cp = Stellung des Compensationsrheochords in Millimetern; NS = Negative Schwankung, welche man bei dauernd geschlossenem Nervenkreise erhält; UF = Anzahl der Fadenumläufe in 1 Minute.

Versuch I.

Sch_1 = 0,922

Sch_2 = 0,893

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,902	0	+ 35	— 10	22
0,903	— $^1/_2$			
0,910	— 1			
0,930	— 3			
0,940	— 1			

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,945	0			
0,943	— 1			
0,944	0			
0,938	— 1			23

Entfernung der gereizten von der abgeleiteten Stelle im Nerven lp = 33 mm.

Anzahl der Umläufe des Rades, die auf einen Umlauf des Fadens kommen: U = 24,5.

Die hieraus berechnete Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Schwankung G = 30 M. und deren Dauer ϑ = 0,00143 Sec.

Versuch II.

Sch_1 = 0,923

Sch_2 = 0,898

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,908	0	+ 15	— 7	20
0,909	0			
0,910	—1/2			
0,911	— 1			
0,940	— 2			
0,943	—1/2			
0,944	—1/2			
0,945	—1/2			
0,946	0			
0,909	0			
0,910	—1/2			
0,911	—1/2			
0,945	—1/2			21

lp = 36; U = 24,5. Daraus berechnet G = 25,7 M. ϑ = 0,00120 Sec.

Versuch III.

Sch_1 u. Sch_2 wie in II.

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,908	0	+ 8	— 4	20
0,909	0			

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,910	—1/2			
0,935	— 3			
0,940	— 1			
0,943	—1/2			
0,944	—1/2			
0,945	—1/2			
0,946	0			

lp = 36; U = 24,5. Daraus berechnet G = 25,7 M. ϑ = 0,00120 Sec.

Versuch IV.

Sch_1 = 0,922
Sch_2 = 0,897

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,907	0	+ 30	— 8	20
0,908	0			
0,909	—1/2			
0,910	—1/2			
0,935	— 3			
0,940	— 2			
0,943	— 1			
0,945	—1/2			
0,947	—1/2			
0,948	0			20

lp = 35; U = 24,5. Daraus berechnet G = 25 M. ϑ = 0,00156 Sec.

Versuch V — VII.

Versuch I.

Sch_1 = 0,922
Sch_2 = 0,897.

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,907	0	+ 15	— 3	23
0,908	—1/2			
0,909	—1/2			
0,930	— 3			

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,935	— 1			
0,941	0			
0,939	—1/2			
0,940	—1/2			20

lp = 30 mm; U = 24,5. Daraus berechnet G = 25 M. ϑ = 0,00077 Sec.

Versuch II.

Sch_1 u. Sch_2 wie in I.

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,907	0	+ 12	— 5	20
0,908	0			
0,909	—1/2			
0,930	— 5			
0,940	— 1			
0,941	—1/2			
0,943	0			
0,942	0			20,5

p = 35 mm; U = 24,5. Daraus berechnet G = 25 M. ϑ = 0,00084 Sec.

Versuch III.

Sch_1 = 0,920
Sch_2 = 0,892

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,902	—1/2	+ 10	— 3	20
0,901	0			
0,910	— 1			
0,920	— 2			
0,930	— 1			
0,935	— 1			
0,937	0			
0,936	—1/2			21

lp = 32 — 33 mm; U = 24,5. Daraus berechnet G = 27,5 M ϑ = 0,00072 Sec.

Versuch VIII—XII.

Versuch I.

$Sch_1 = 0,914$
$Sch_2 = 0,892$

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,904	0	+ 22	— 10	23
0,906	— 1			
0,905	0			
0,906	— 1/2			
0,910	— 1			
0,920	— 4			
0,910	— 3			
0,940	— 1			
0,943	0			
0,942	0			
0,941	— 1/2			23

lp = 34—35 mm; U = 24,5. Daher G = 22,666 M. ϑ = 0,00143 Secunden.

Versuch II.

Sch_1 u. Sch_2 wie in I.

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,904	0	+ 53	— 10	25
0,907	0			
0,909	0			
0,910	— 1/2			
0,912	— 1/2			
0,920	— 2			
0,940	— 1			
0,942	— 1			
0,944	— 1/2			
0,946	0			
0,945	0			25

lp = 33—34; U = 24,5. Daraus berechnet G = 18,666 Meter. ϑ = 0,00132 Sec.

Versuch III.

$Sch_1 = 0{,}927$
$Sch_2 = 0{,}898$

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,909	0	+ 38	— 6	23
0,910	0			
0,911	0			
0,912	—$^1/_2$			
0,914	— 1			
0,930	— 3			
0,940	— 2			
0,945	— 1			
0,950	— 1			
0,953	0			
0,952	—$^1/_2$			22

lp = 32—33 mm; U = 24,5. Daraus berechnet G = 21,666 Meter. ϑ = 0,00121 Sec.

Versuch IV.

Sch_1 u. Sch_2 wie in III.

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,912	0	+ 20	— 4	23,5
0,915	—$^1/_2$			
0,914	—$^1/_2$			
0,913	0			
0,920	— 1			

lp = 33; U = 24,5. Daraus berechnet G = 19,411 M. ϑ = ?

Versuch V.

$Sch_1 = 0{,}926$
$Sch_2 = 0{,}901$

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,910	0	+ 26	— 6	23
0,912	0			
0,914	— 1			

Sch	Abl	Cp	NS	UF
0,913	$-\frac{1}{2}$			
0,912	0			
0,940	— 2			
0,950	— 1			
0,952	0			
0,951	0			

lp = 31 — 32; U = 24,5. Daraus berechnet G = 23,846 M. ϑ = 0,00132 Sec.

Verhalten des Sehpurpurs gegen dunkle Wärmestrahlen.

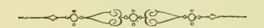
Briefliche Mittheilung von Prof. **Ferd. Klug.**

Ihrer freundlichen Aufforderung Folge gebend, sende ich eine kurze Mittheilung über Versuche, die ich bezüglich der bleichenden Wirkung der zerlegten Sonnenstrahlen auf Sehpurpur machte.

Wie mir bekannt, sind diesbezüglich Versuche mit farbigen Glasplatten, wie auch mit dem durch ein Flintglasprisma gewonnenen Sonnenspectrum von Ihnen ausgeführt und mitgetheilt worden. Ich wollte wissen, ob die dunklen Wärmestrahlen auf Sehpurpur wirkungslos sind, und zerlegte zu diesem Zwecke die mit Hülfe eines Heliostaten durch einen entsprechenden Spalt am Laden des im Uebrigen vollkommen verdunkelten Zimmers reflectirten Sonnenstrahlen durch ein Steinsalzprisma. Ein anderesmal ließ ich die Sonnenstrahlen direct durch ein Glimmergefäß gehen, das mit durch Jod dunkelgefärbtem Schwefelkohlenstoff angefüllt war, demnach für Licht undurchdringlich blieb, während es die dunklen Wärmestrahlen frei durchließ. Der Einwirkung dieser Strahlen setzte ich die Netzhaut des Frosches (R. esculenta), wie auch die frischer Kalbsaugen aus. Die Netzhaut wurde im dunklen Zimmer aus dem Auge genommen, in ein 0,5 cm breites und 2 cm langes Kästchen von Glas gegeben und mit einem Glimmerplättchen zugedeckt. Stets legte ich ein Stückchen der zu untersuchenden Netzhaut bei Seite, um durch

den Vergleich die Veränderung, welche die Farbe der den Strahlen ausgesetzten Netzhautpartie etwa erlitten hatte, genauer beurtheilen zu können. Als Resultat dieser Untersuchungen ergab sich eine vollkommene Bestätigung der Angaben im I Bande, Seite 54—60 Ihrer Untersuchungen. Ich kann dieselben nur noch dahin ergänzen, daß, wie schon die Anfänge des erkennbaren Roth sich auffallend weniger wirksam erwiesen, als die des Ultraviolett, so die dunklen Wärmestrahlen die Netzhaut selbst während einer 2—3 Stunden anhaltenden Einwirkung nicht ausblichen.

Klausenburg, 7. Sept. 1880.



Inhaltsverzeichniss des dritten Bandes.

Seite

